

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO**

**MUSEU NACIONAL**

**Alexandra Maria Ramos Bezerra**

**VARIABILIDADE MORFOLÓGICA E STATUS  
TAXONÔMICO DAS AMOSTRAS POPULACIONAIS DO  
GÊNERO *CLYOMYS* (RODENTIA: ECHIMYIDAE)**

Dissertação apresentada à  
Coordenação de Pós-Graduação em  
Zoologia do Museu Nacional –  
Universidade Federal do Rio de  
Janeiro, como parte dos requisitos  
necessários à obtenção do grau de  
Mestre em Ciências Biológicas –  
Zoologia.

Orientador: João Alves de Oliveira

Rio de Janeiro

2002

Trabalho desenvolvido no Setor de Mastozoologia do Departamento de Vertebrados do Museu Nacional – UFRJ.

**Alexandra Maria Ramos Bezerra**

VARIABILIDADE MORFOLÓGICA E STATUS TAXONÔMICO DAS  
AMOSTRAS POPULACIONAIS DO GÊNERO *CLYOMYS* (RODENTIA:  
ECHIMYIDAE)

Banca Examinadora:

Prof. João Alves de Oliveira  
(Presidente da Banca)

Prof. Cibele Rodrigues Bourcien

Prof. Helena de Godoy Bergallo

Rio de Janeiro, 27 de junho de 2002.

## FICHA CATALOGRÁFICA

**BEZERRA, Alexandra Maria Ramos**

Variabilidade Morfológica e Status Taxonômico das Amostras Populacionais do  
Gênero *Clyomys* (Rodentia: Echimyidae).

Rio de Janeiro. UFRJ, Museu Nacional, 2002. viii + 88 pp.

Mestrado em Ciências Biológicas (Zoologia).

Palavras-chave: 1. Mammalia, 2. Rodentia, 3. Echimyidae, 4. *Clyomys*, 5.

Taxonomia, 6. Biogeografia, 7. Morfometria, 8. Morfologia, 9. Cerrado.

I. Universidade Federal do Rio de Janeiro – Museu Nacional.

II. Teses.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço ao meu orientador e amigo João Alves de Oliveira que sempre acompanhou e estimulou todo o meu processo de aprendizado e desenvolvimento na Zoologia, não apenas durante o desenvolvimento desta dissertação, mas desde 1996, quando me recebeu como estagiária no Setor de Mamíferos do Museu Nacional, incentivando os meus estudos, pesquisas e trabalhos, sendo também o maior responsável por eu conhecer o lugar que se tornou uma referência na minha vida, o Cerrado.

Aos grandes e maravilhosos amigos Adriani Hass, Flávio Rodrigues e Ana Paula Carmignotto (Paulinha), pela força que sempre me deram, tanto moral como profissionalmente, por constituírem parte fundamental no desenvolvimento inicial desta dissertação, e por aturarem meu mau humor no campo.

Aos demais amigos e colegas de equipe do Projeto Vertebrados do Parque Nacional das Emas: Cristiano Nogueira, Daniela Coelho, Hamilton Garboggini, Juliana Pagnozzi, Paula Valdujo e Reuber Brandão, que de uma maneira ou de outra me ajudaram no campo ou com sugestões para a dissertação. Gostaria de fazer um agradecimento à parte em forma de homenagem a um outro componente desta equipe, o amigo BG (Marcelo Bagno), que teve passagem breve nesta vida, mas que soube colecionar muitos amigos por seu jeito sempre gentil, divertido e companheiro.

Ao Pablo Gonçalves, pela companhia agradável e convivência altamente instrutiva no laboratório, por prestar auxílio primordial nas primeiras análises estatísticas desta dissertação e nas sugestões de metodologias analíticas, além de também ter por empréstimo exemplares de *Clyomys* provenientes da UFMG. Ao Guto (Guilherme Carvalho) pelas sugestões para o desenvolvimento da dissertação e discussões acerca dos equimídeos. Também no Setor contei com a companhia de pessoas que contribuíram para que o meu dia-a-dia fosse de bem estar, são elas: Andrea Nunes, A. Rozenstranch, Arianna Camardella, Carlos Caetano, Edney Rocha, Guto, Jair da Silva, Prof<sup>o</sup>. Leandro Salles, Leonardo Ávilla, Maria Paula Fracasso, Patrícia Guedes, Salvatore Siciliano e Stella Franco.

Ao Edmon Soubihe e ao Luis Roberto pelo envio de bibliografia. À Cibeles Bonvicino, à Paula Valdujo e ao Ricardo Sawaya pela cessão das fotos de exemplares de *Clyomys*.

Gostaria de agradecer ao Paulo Sergio D'Andrea, sem esquecer da sua equipe, pela doação de exemplares de Corumbá, MS, e à Cibele Bonvicino pelas informações acerca do cariótipo destes. Ao Vinicius Bonato pela doação dos exemplares de Itirapina, SP, e ao Robert Owen por disponibilizar alguns exemplares do Paraguai que estavam em instituição científica fora daquele país.

Durante visita às instituições científicas contei com a hospitalidade dos curadores ou responsáveis pelas coleções: Ms. Daniela Coelho (UnB), Prof<sup>o</sup>. Mario de Vivo (MZUSP), Dra. Reinilda Dure (Museo de História Natural de Assunción, Paraguai), Prof<sup>o</sup>. Sérgio F. dos Reis e Ms. Vinicius Bonato (UNICAMP). Ainda agradeço ao curador Adriano Paglia (UFMG) pelo empréstimo de alguns exemplares.

Agradeço ao Álvaro, do CDP/MN, e aos colegas Airon, Flávio e Leonardo, todos da Ictiologia/MN, pelo auxílio prestado durante o processo de impressão deste trabalho.

Agradeço à Pós-graduação em Zoologia do Museu Nacional pela infraestrutura para o desenvolvimento deste trabalho, bem como aos coordenadores Miguel Monné, Ronaldo Fernandes, Cátia Patiu e Márcia Couri, e às secretárias Anete Costa e Vera Gutierrez. Ao CNPq agradeço pela bolsa concedida durante o mestrado.

Agradeço ao Claudio Pozzoli, que mesmo de 'muito' longe soube me dar todo o incentivo desde a minha entrada no curso até esta fase terminal.

Finalmente, como não poderia deixar de ser, agradeço aos meus pais, Zilda e Severino, aos amigos e a todos aqueles que contribuíram e me apoiaram para que eu pudesse dar andamento e concluir este trabalho.



## RESUMO

Duas espécies viventes têm sido tradicionalmente reconhecidas no gênero *Clyomys*: *C. laticeps* (Thomas, 1909) e *C. bishopi* Avila-Pires e Wutke, 1981. A primeira estaria distribuída do Chaco paraguaio ao Cerrado do Centro-Oeste do Brasil, Minas Gerais e Bahia, ao passo que a segunda estaria restrita às regiões de Cerrado de São Paulo. A população do Chaco paraguaio foi reconhecida como uma subespécie de *C. laticeps* com base em apenas dois espécimes e nomeada *C. laticeps whartoni* Moojen, 1952. O reconhecimento das populações de São Paulo como um novo táxon baseou-se no maior tamanho corporal e na coloração cinzento-amarelada destes exemplares, em contraste com a mais ruiva de *C. laticeps*. As duas espécies apresentam número diplóide e morfologia dos cromossomos semelhantes. O acúmulo de um maior número de exemplares e os resultados de análises citogenéticas recentes levantaram questões da real divergência entre estas as formas reconhecidas como espécies, sugerindo uma análise mais abrangente da variabilidade morfológica do gênero. Análises de variabilidade morfométrica e qualitativa do crânio foram confrontadas com descrições da morfologia fálica e do padrão de coloração da pelagem, para um total de 112 exemplares provenientes de 16 localidades foram analisados. Os resultados indicam que: 1) os critérios utilizados para nomear *C. bishopi* são contestáveis, pois os caracteres diagnósticos da espécie são compartilhados por outras populações fora de São Paulo; 2) não foi observado qualquer caráter morfológico que distinguisse a amostra do Paraguai como uma subespécie de *C. laticeps*; 3) a história biogeográfica, associada com as restrições ecológicas impostas pela vida semifossorial podem ter contribuído para a variabilidade observada na morfologia do báculo e no cariótipo entre as populações atuais; 4) o tamanho dos animais pode estar relacionado com os fatores climáticos; 5) a coloração da pelagem em *Clyomys* pode ser resultado de uma seleção positiva daqueles indivíduos com coloração mais críptica com o ambiente. No entanto, 6) uma estruturação morfométrica em dois agrupamentos geográficos foi revelada. Dados adicionais sobre os cariótipos e a diferenciação genética entre diferentes populações poderão fornecer melhores subsídios para inferir sobre o status taxonômico das amostras populacionais de *Clyomys*.

## ABSTRACT

The genus *Clyomys* has included two living species, *C. laticeps* (Thomas, 1909) and *C. bishopi* Avila-Pires & Wutke, 1981. The first nominal form would range from the Paraguayan Chaco to the states of Minas Gerais and Bahia throughout the Brazilian Cerrado, while the second is known only for regions of Cerrado enclaves of São Paulo state. The population of the Paraguayan Chaco was recognized as a subspecies of *Clyomys laticeps* on the basis of two individuals, and named *C. laticeps whartoni* Moojen, 1952. The samples from São Paulo were mainly distinguished by their larger body size and gray-yellowish coloration, in contrast to the smaller and predominantly rufous specimens of *C. laticeps*. The two species have revealed similar diploid numbers and chromosome morphology. The recent acquisition of larger series, representative of the two nominal forms, as well as the results of cytogenetic analyses of selected individuals prompted the question of the real divergence between the two recognized species, here examined in a more comprehensive analysis of the morphological variability of genus. Morphometric and qualitative analyses of skull morphology were confronted with the qualitative description of phallic morphology and pelage coloration, for a total of 112 specimens from 16 localities. The results indicate that: 1) criteria used to distinguish *Clyomys bishopi* are contestable, because presumptive diagnostic characters are shared with other populations from outside of São Paulo State; 2) no surveyed morphological character distinguishes the Paraguayan sample from *Clyomys laticeps*; 3) biogeographic history, associated with ecological restrictions imposed by the semifossorial habit of *Clyomys* may have contributed for the variability in bacular morphology and karyotype documented in extant populations; 4) variation in size may be related to climatic factors; 5) pelage coloration in *Clyomys* may have resulted from positive selection of individuals that displayed a more cryptic coloration in relation to the environment. Nevertheless, 6) a morphometric structuring of studied samples in two geographic groups was revealed. Additional karyological and genetic comparisons among different populations may provide a better framework for inferences on the taxonomical status of populational samples of *Clyomys*.

Key words: *Clyomys*, Taxonomy, Morphometrics, Morphology and Biogeography.

## ÍNDICE

AGRADECIMENTOS	iv
RESUMO	vi
ABSTRACT	vii
1. INTRODUÇÃO	1
2. MATERIAL E MÉTODOS	7
2.1. Classificação Etária	10
2.2. Variabilidade Craniométrica	12
2.2.1. Análises Univariadas	16
2.2.2. Análises Multivariadas	19
2.3. Diferenciação Qualitativa	22
2.3.1. Crânio	22
2.3.2. Morfologia Fálica	26
2.3.3. Morfologia Externa	28
3. RESULTADOS	29
3.1. Variabilidade Craniométrica	29
3.1.1. Análises Univariadas	29
3.1.2. Análises Multivariadas	38
3.2. Diferenciação Qualitativa	47
3.2.1. Crânio	47
3.2.2. Morfologia Fálica	52
3.2.3. Morfologia Externa	60
4. DISCUSSÃO	67
5. CONCLUSÕES GERAIS	75
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	76
APÊNDICE I: Exemplos Examinados	85
APÊNDICE II: Coloração da Região Subapical dos Pêlos Aristiformes e Setiformes	87



## 1. INTRODUÇÃO

### ***Os Roedores da Família Echimyidae***

A família Echimyidae compreende um grupo primitivo de roedores histricognatos (subordem Hystricognathi), geralmente chamados de ratos-de-espinho, que se encontra endêmica à região Neotropical (WOODS, 1982; VERZI *et al.*, 1995). Esta família é caracterizada por apresentar a fórmula dentária I 1/1, C 0/0, dP 1/1, M 3/3, com retenção do pré-molar decidual (dP4), espécies com um tamanho médio do corpo (entre 130 e 900 g), a maioria com o corpo coberto de pêlos espinhosos, e por ocupar uma ampla gama de habitats, com a maioria das espécies apresentando hábitos arborícolas (*Echymys*, *Dactylomys* e *Mesomys*), enquanto outras hábitos cursoriais (e.g., *Thrichomys* e *Proechimys*) ou semifossoriais (*Clyomys* e *Euryzygomatomys*) (EMMONS & FEER, 1997; MARES & OJEDA, 1982).

Os equimídeos compõem a maior família da subordem Hystricognathi, sendo representados por cerca de 18 gêneros e entre 60 e 100 espécies viventes, com distribuição desde Honduras até o sul do Brasil e norte da Argentina (EMMONS & FEER, 1997; EMMONS & VUCETICH, 1998; LARA *et al.*, 1996; MARES & OJEDA, 1982; WOODS 1993). Esta família também está ricamente representada por espécies fósseis, apresentando cerca de 20 gêneros descritos, incluindo o mais antigo roedor para a América do Sul datado para o Oligoceno inferior (CARVALHO, 1999; VERZI *et al.*, 1995; VERZI *et al.*, 1994; VUCETICH *et al.* 1997; VUCETICH & VERZI, 1991; WOODS, 1982).

Segundo a classificação mais recente (WOODS, 1993) a família Echimyidae apresenta cinco subfamílias. Excluída a subfamília monotípica

Chaetomyinae, que apresenta situação taxonômica controversa (e.g., CARVALHO, 2000; MARTIN, 1994), são elas: Dactylominae, Echimyinae, Eumysopinae, e Heteropsomyinae.

Comparados aos outros equimídeos, os roedores eumisopinos apresentam a bula timpânica proeminente, o processo paraoccipital curvado sobre a bula, dentes molariformes com raízes e não muito largos, com a estrutura das dobras mais simplificada e a formação de ilhas pelo isolamento dos flexos quando o esmalte do dente está desgastado (CARVALHO, 1999). Os gêneros incluídos nesta subfamília são: *Carterodon*, *Clyomys*, *Euryzygomatomys*, *Hoplomys*, *Lonchothrix*, *Mesomys*, *Proechimys*, *Thrichomys* e *Trinomys* (WOODS, 1993; LARA *et al.*, 1996).

### ***O Gênero Clyomys e a Sua História Taxonômica***

O gênero *Clyomys* Thomas, 1916 inclui atualmente duas espécies viventes, *C. laticeps* (Thomas, 1909) e *C. bishopi* Avila-Pires & Wutke, 1981. A primeira espécie ocorre em formações de Cerrado do Brasil central até o Chaco paraguaio, enquanto a segunda só é conhecida para as regiões de enclaves de Cerrado do Estado de São Paulo (AVILA-PIRES & WUTKE, 1981). Estes roedores possuem como principais características o corpo coberto por pêlos espinhosos, cauda e membros curtos e unhas grandes e curvas (BISHOP, 1974), apresentando hábitos semifossoriais, sendo comum encontrar galerias escavadas por eles nos ambientes em que ocorrem (ALHO, 1982; LACHER & ALHO, 1989; AMANTE, 1975; CARVALHO & BUENO, 1975; obs. pes.). Dois outros táxons, proximamente relacionados a *Clyomys* (CARVALHO, 1999; VERZI *et al.* 1995), *Carterodon sulcidens* (Lund, 1841) e *Euryzygomatomys spinosus* (G. Fisher,

1814), também possuem estas mesmas características, sendo o tamanho maior da bula timpânica em *Clyomys* a característica morfológica que mais conspicuamente o diferencia daqueles dois táxons (THOMAS, 1916).

Thomas (1909) descreveu *Echimys laticeps* (= *Clyomys laticeps*) a partir de um exemplar coletado em Lagoa Santa, Minas Gerais, que havia sido identificado por Winge (1887) como *Echimys spinosus* (= *Euryzygomatomys spinosus*). Thomas verificou que o exemplar era distinto dos topótipos de *E. spinosus* presentes na coleção do BMNH (Natural History Museum, Londres) e utilizou o nome *Loncheres laticeps* Lund para o exemplar de Lagoa Santa, visto que Winge (1887) referiu-se a esta espécie como co-específica de *E. spinosus*. Posteriormente, Thomas considerou *Loncheris laticeps* um *nomem nudum*, uma vez que embora referido nos trabalhos originais de Lund (1950, págs. 167, 249 e 262), não havia qualquer descrição para este nome e propôs *Echimys laticeps* para substituí-lo.

Na descrição original de *Echimys laticeps* Thomas (1909) o distinguiu de *E. spinosus*, determinando como caracteres diagnósticos da primeira espécie a presença da bula timpânica extremamente desenvolvida, os incisivos menores e comparativamente menos fortes, a menor largura dos molares e o padrão de coloração da pelagem mais agrisalhado e laranja-amarelado (chamado no presente trabalho de ruivo). Thomas (1916) descreveu o gênero *Clyomys*, adicionando uma descrição um pouco mais detalhada da bula timpânica e dos dentes molariformes aos caracteres diagnósticos já definidos por ocasião da descrição de *E. laticeps*.

Moojen (1952) reconheceu dois espécimes de Açaí-Poi, Depto. de San Pedro, Taquati, Paraguai, como pertencentes a uma subespécie distinta, a qual

denominou *C. laticeps whartoni*. Foram determinados como caracteres diagnósticos a presença de manchas cinzas no ventre, um maior comprimento da bula timpânica e um menor comprimento do palato.

Bishop (1974) verificou que as amostras das populações da Serra do Roncador (entre os rios Xingu e Araguaia), obtidos na expedição Xavantina-Serra do Cachimbo, Mato Grosso, e de Itapetininga, São Paulo, variam em relação à *C. laticeps*, apresentando maior tamanho corporal e coloração dorsal cinzento-amarelada, diferente da predominantemente ruiva das subespécies de *C. laticeps*. Verificou também que para os caracteres diagnósticos propostos para *C. laticeps whartoni* apenas a presença de palato mais curto era válido.

Com base no trabalho de Bishop (1974), Avila-Pires e Wutke (1981) descreveram *Clyomys bishopi* de Itapetininga, São Paulo. Os representantes do gênero *Clyomys* seriam, portanto, considerados distintos com respeito à morfologia e alopátricos, e a sua origem estaria relacionada à "vicariância de populações periféricas do estoque ancestral proveniente dos cerrados do Planalto Central em recentes glaciações" (AVILA-PIRES & WUTKE, 1981).

Embora *C. bishopi* e *C. laticeps* apresentem diferenças, segundo a bibliografia existente, em morfologia externa e morfometria craniana, Yonenaga (1974), Svartman (1989), Pagnozzi *et al.* (2000) e Bonvicino (com. pes.) encontraram o mesmo número diplóide para representantes das duas formas nominais. No entanto, foram observadas diferenças no número fundamental (complemento autossômico) entre as amostras analisadas a despeito da alocação taxonômica. O cariótipo de *C. laticeps whartoni* não é conhecido ou descrito na literatura disponível.

Durante recente inventário faunístico realizado no interior do Parque



Nacional das Emas (PNE), localizado no extremo sudoeste do Estado de Goiás (18° 15' 50" S - 52° 53' 33" W), próximo às divisas com os Estados de Mato Grosso e Mato Grosso do Sul, espécimes do gênero *Clyomys* foram facilmente visualizados e capturados (RODRIGUES *et al.*, subm.). Exames cariológicos (FAGUNDES *et al.*, em prep.; PAGNOZZI *et al.*, 2000) mostraram que os espécimes que ocorrem no PNE diferem das duas espécies descritas para o gênero *Clyomys* (YONENAGA, 1975; SVARTMAN, 1989; SOUZA & YONENAGA, 1984; BONVICINO, com. pes.), mas são semelhantes em morfologia externa às subespécies de *C. laticeps*. A tabela 1 fornece um sumário das formas nominais de *Clyomys* e dos cariótipos verificados até hoje.

Tabela 1. Cariótipos conhecidos para o gênero *Clyomys*.

Espécie	2n	NF	Localidade	Referência <sup>a</sup>
<i>C. laticeps</i>	34	62	Brasília, Distrito Federal	1
<i>C. laticeps</i>	32	54	Parque Nacional das Emas, Goiás	3
<i>C. laticeps</i>	34	58	Corumbá, Mato Grosso do Sul	2
<i>C. bishopi</i>	34	60	Itapetininga, São Paulo	4, 5
<i>C. bishopi</i>	34	60 <sup>b</sup>	Itapetininga, São Paulo	3 <sup>b</sup>

<sup>a</sup> 1 = Svartman (1989), 2 = Bonvicino (com. pes.); 3 = Pagnozzi *et al.* (2000), 4 = Yonenaga (1975) e 5 = Souza & Yonenaga (1984).

<sup>b</sup> Segundo Pagnozzi *et al.* (2000) o primeiro par é acrocêntrico, compondo então um NF = 58, mas o cariótipo é citado como idêntico ao já descrito para *C. bishopi*. Portanto, o primeiro par deve ser composto por cromossomos meta ou submetacêntricos, ou seja, autossomos biarmados, compondo um complemento autossômico de 60 braços.

A variabilidade morfológica destas espécies, originalmente descrita com base em poucos indivíduos, não havia sido objeto de uma análise quantitativa abrangente, sendo que as únicas revisões existentes (BISHOP, 1974; AVILA-PIRES & WUTKE, 1981) fundamentaram-se nas comparações de medidas e



proporções padronizadas, efetuadas sobre poucas amostras agrupadas.

Dados na literatura mostram que espécies semifossoriais muitas vezes apresentam, devido aos seus hábitos, restrições quanto ao tipo de solo dos locais em que habitam, resultando em uma distribuição fragmentada de pequenas populações, as quais podem evoluir para padrões distintos de variabilidade morfológica (e.g., *Geomys* em KRUPA & GELUSO, 2000) e genética (e.g., *Ctenomys* em GARCIA *et al.* 2000, e *Thomomys* em HAFNER *et al.* 1987).

Segundo o conceito biológico de espécies enunciado em Mayr (1970) “espécies são populações naturais potencialmente inter cruzantes que estão reprodutivamente isoladas de outros grupos com as mesmas características”. Entretanto, este conceito é mais comumente inferido a partir da ausência de indivíduos com características intermediárias entre as populações, ou seja, pela presença de duas ou mais características discordantes entre estas, quando o que poderia ser apenas um polimorfismo de uma única espécie se torna então uma evidência do isolamento reprodutivo entre duas formas (FUTUYMA, 1997).

Em vista deste quadro, esta dissertação se propôs a avaliar a variabilidade no gênero *Clyomys*, no sentido de buscar a compreensão dos possíveis padrões de diferenciação geográfica entre as amostras populacionais hoje disponíveis e de possibilitar a assim inferências sobre a taxonomia alfa do gênero. Para tanto, foram utilizadas análises estatísticas exploratórias e confirmatórias da morfometria craniana, cujos resultados foram confrontados com caracteres não correlacionados funcionalmente, como a morfologia do aparato fállico e a coloração da pelagem.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

Um total de 112 exemplares (Apêndice I) provenientes de vários museus ou coletas recentes foi consultado e analisado. As coleções científicas consultadas durante o desenvolvimento desse trabalho foram: MN (Museu Nacional / Universidade Federal do Rio de Janeiro), MZUSP (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo), MAM/UFMG (Coleção Zoológica da Universidade Federal de Minas Gerais), UnB (Depto. Zoologia, Mastozoologia, da Universidade Brasília), ZUEC (Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas). O material ainda não tombado em coleções está referido através das etiquetas de campo dos coletores ou instituições: APC (Ana Paula Carmignotto, doutoranda da USP) e LB (Leandro Baumgarten, doutorando da UNICAMP), IT, ITM, SC e SB (Vinícius Bonato, mestre pela UNICAMP), e TK (Texas Tech University). Como não foi viável uma consulta direta à coleção do Museu de História Natural de Londres, o espécime-tipo de *C. laticeps* foi analisado através de fotografias somente quanto à morfologia qualitativa do crânio. O tamanho e a procedência das amostras populacionais utilizadas neste trabalho e nas revisões anteriores encontram-se listados na tabela 2, e as localidades das amostras aqui utilizadas estão mapeadas na figura 1.

Todas as ilustrações dos caracteres morfológicos e das vistas do crânio e mandíbula foram realizadas com o auxílio de uma câmara clara acoplada a uma lupa Zeiss Jena.

Tabela 2. Relação dos exemplares analisados em revisões anteriores e no presente estudo. Fontes: 1. Bishop, 1974; 2. Avila-Pires & Wutke, 1981. N = número de exemplares analisados em cada fonte citada, respectivamente.

Localidade	Revisões Anteriores	N	Presente Estudo
1. Correntina, BA	-	-	1
2. Brasília, D.F.	2	4	12
3. Parque Nacional das Emas, GO	-	-	26
4. Lagoa Santa, MG	2	1	1*
5. Parque Nacional da Canastra, MG	2	1	1
6. Perdizes, MG	-	-	1
7. Sacramento, MG	-	-	2
8. Bonito, MS	-	-	1
9. Camapuã, MS	2	12	12
10. Corumbá, MS	-	-	9
11. Serra do Roncador, MT	1	11	2
12. Campinas e Itirapina, SP	-	-	18
13. Mogi-Guaçu, SP	2	2	0
14. Itapetininga, SP	1;2	6;9	22
15. Paraguai, San Pedro, Taquatí	2	2**	2***
16. Paraguai, Canindeyu	-	-	3
Total		17; 31	113

\* Exemplar consultado através de fotografias; \*\* Os autores consultaram os exemplares holótipo e parátipo; \*\*\* o holótipo e um exemplar topótipo de *C. laticeps whartoni*.

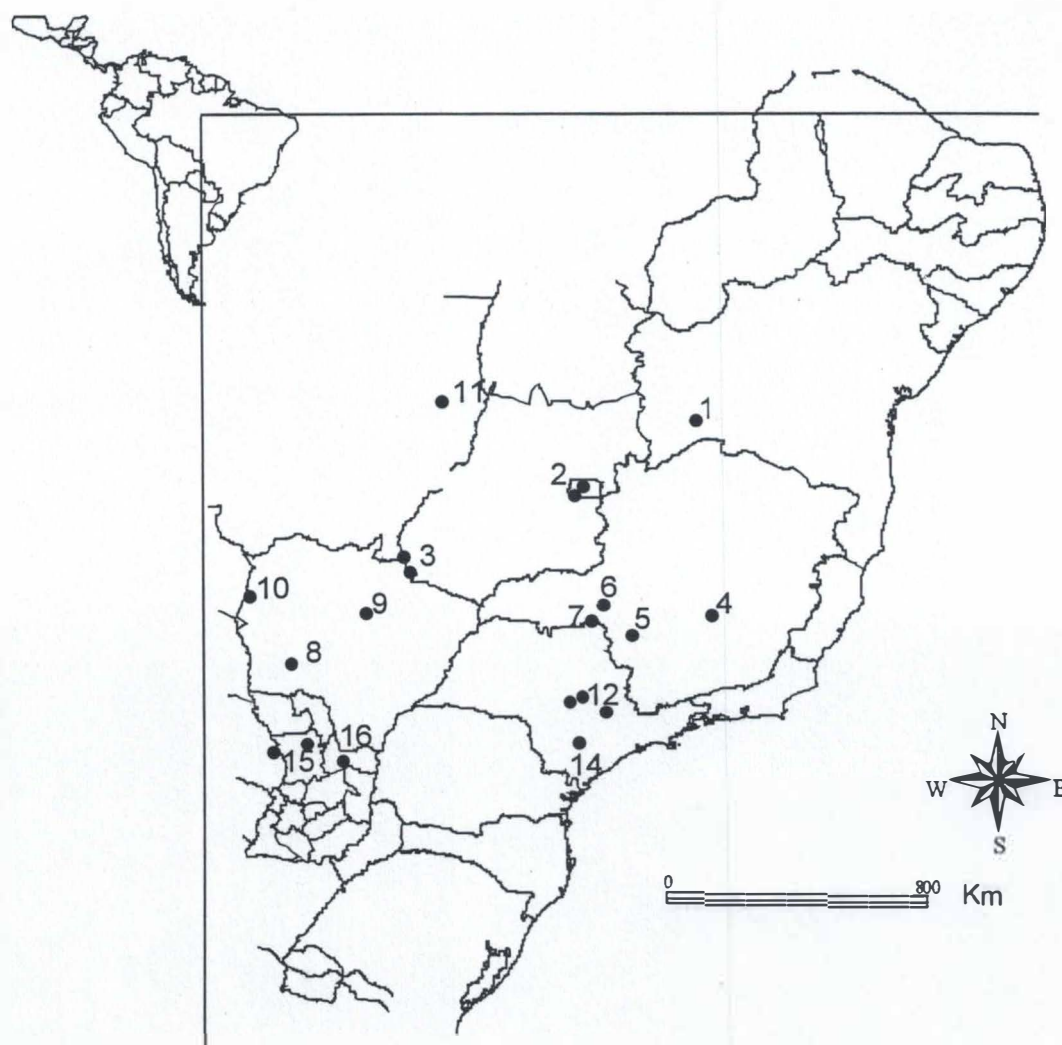


Figura 1. Mapa das amostras populacionais do gênero *Clyomys*. 1. Correntina, 2. Brasília, 3. P. N. das Emas, 4. Lagoa Santa (localidade-tipo de *C. laticeps*), 5. P.N. Serra da Canastra, 6. Perdizes, 7. Sacramento, 8. Bonito, 9. Camapuã, 10. Corumbá, 11. Xavantina, Serra do Roncador, 12. Campinas e Itirapina, 14. Itapetininga (localidade-tipo de *C. bishopi*), 15. Taquati (localidade-tipo de *C. l. whartoni*) e 16. Canindeyu.



## **A Variabilidade Morfológica**

### **2.1. Classificação Etária**

A classificação etária para *Clyomys* no presente estudo foi adaptada das classificações de Moojen (1948) e Patton & Rogers (1983) para *Proechimys*. A terminologia das estruturas dos dentes molariformes segue Carvalho (1999) e Vucetich *et al.* (1997). A determinação e a descrição das classes etárias relativas foram feitas a partir da maior amostra populacional disponível, que é a do Parque Nacional das Emas (PNE), com um total de 23 indivíduos coletados ao longo de dois anos (RODRIGUES *et al.*, subm.; obs. pes.), a intervalos de cerca de três meses entre cada coleta, o que possibilitou amostrar indivíduos de um amplo espectro etário, desde filhotes a senis.

Os dentes molariformes de *Clyomys* possuem três lofos: anterolofó, metalofó e posterolofó. Indivíduos com os dentes menos desgastados podem apresentar um protolofó na porção labial localizado posteriormente em relação ao anterolofó (CARVALHO, 2000). Os flexos da superfície de oclusão dos molariformes inferiores distribuem-se como a seguir: anteroflexido e hipoflexido (face lingual), e flexido interno (face labial); na arcada superior: hipoflexo (face lingual), mesoflexo e metaflexo (face labial). Foram definidas oito classes (Fig. 2), todas incluindo os dentes dP4 e M1 expostos e funcionais: 1. sem M3 e com M2 ainda no alvéolo ósseo; 2. sem M3 e M2 irrompendo; 3. com M2 totalmente irrompido e sem M3; 4. M3 irrompendo; 5. M3 funcional; 6. M3 ligeiramente desgastado, dP4, M1 e/ou M2 com metaflexos isolados; 7. dP4, M1 e/ou M2 com mesoflexos e metaflexos isolados; 8. hipoflexos isolados formando ilhas de esmalte.



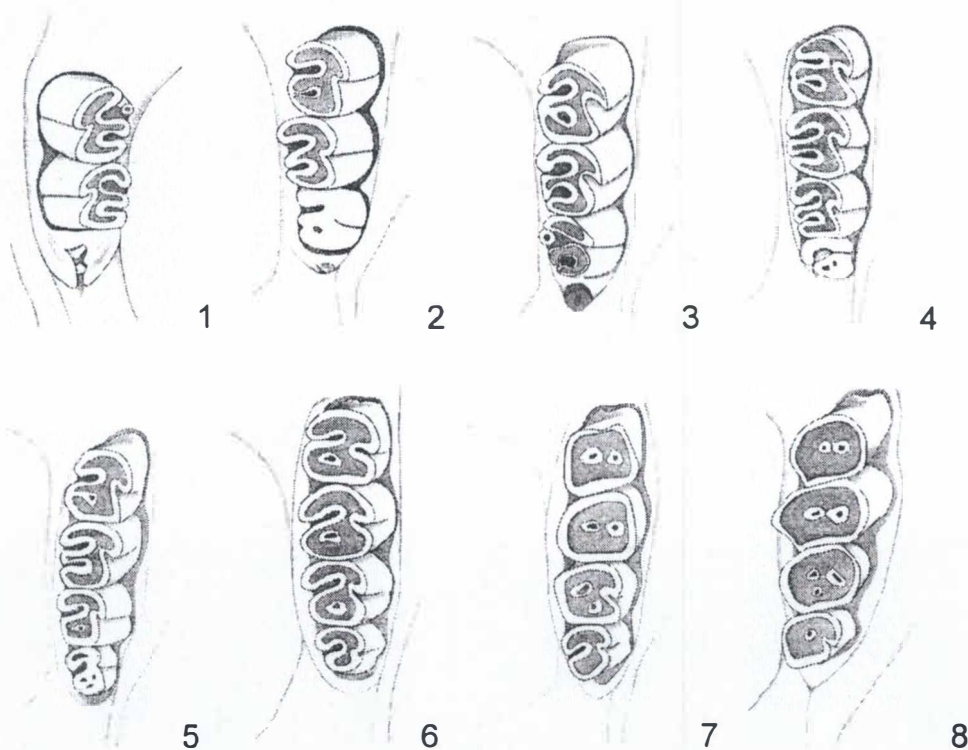


Figura 2. Seqüência de erupção e desgaste da dentição molariforme utilizada para o estabelecimento de classes etárias relativas em *Clyomys*. O número sob cada figura corresponde à cada classe etária definida no texto.

## 2.2. Variabilidade Craniométrica

Foram examinados 102 exemplares, que apresentavam o crânio completo ou parcialmente danificado, de amostras populacionais disponíveis em acervos científicos no Brasil e Paraguai ou adquiridos em recentes coletas. As localidades e tamanhos das amostras foram: Brasília (N = 6), Guará (N = 1) e Planaltina (N = 4), Distrito Federal (DF); Parque Nacional das Emas (N = 23), Estado de Goiás (GO); Parque Nacional da Canastra (N = 1), Sacramento (N = 2), Perdizes (N = 1), Estado de Minas Gerais (MG); Bonito (N = 1), Corumbá (N = 9), Araras, Camapuã (N = 12), Estado do Mato Grosso do Sul (MS); Serra do Roncador (N = 2), Estado do Mato Grosso (MT); Campinas (N = 1), Itapetininga (N = 20) e Itirapina (N = 14), Estado de São Paulo (SP); Canindeyu (N = 3), San Pedro, Tacuatí (N = 2), Paraguai (PY).

Dado o reduzido número de exemplares disponíveis e a distribuição fragmentada do gênero *Clyomys*, as amostras utilizadas nas análises de variabilidade morfológica foram agrupadas por proximidade geográfica. Portanto, cada amostra geográfica resultante é uma amostra agrupada, identificada pelas unidades federativas (DF, MG, MS, MT e SP) ou país, no caso dos exemplares do Paraguai (PY), de onde os exemplares são provenientes. Como os exemplares de Goiás são exclusivamente oriundos do Parque Nacional das Emas a amostra por eles constituída é referida como PNE.

Parte das medidas foram tomadas no sentido de possibilitar comparações com trabalhos taxonômicos prévios de *Clyomys* (AVILA-PIRES & WUTKE, 1981; BISHOP, 1974; MOOJEN, 1952; THOMAS, 1909), além de outras que foram baseadas em trabalhos anteriores sobre variabilidade morfométrica em

*Proechimys*, sensu Moojen (1948), o gênero eumisopino melhor estudado até hoje (e.g., MOOJEN, 1948; PATTON, 1987; PESSÔA & REIS, 1991; SILVA, 1998). Foram definidos 25 caracteres quantitativos do crânio (Fig. 3), sendo as medidas tomadas com um paquímetro digital com precisão milimetrada (0,01 mm): Altura do Crânio (AC), medido da base da bula timpânica direita; Altura do Rostro (AR), medido no meio da projeção da cápsula da raiz do incisivo; Altura da parte posterior do Ramo Mandibular (ARM); Comprimento Côndilo-Basal (CB), da face anterior dos incisivos superiores até a parte posterior do côndilo occipital; Comprimento da Bula Timpânica (BC); Largura da Bula Timpânica (BL); Comprimento da Mandíbula (CM), da face anterior do alvéolo do incisivo até o processo articular; Comprimento do Nasal (CN); Comprimento Palatal (CPL), medido da margem anterior do incisivo superior até a margem mais anterior da fossa mesoptergóidea; Comprimento Pós-Palatal (CPP), da margem anterior alar do processo pterigóide dentro do arco zigomático a uma linha perpendicular da crista do occipital; Comprimento do Palatilar (CPT), da margem posterior do incisivo superior até a margem mais anterior da fossa mesoptergóidea; Comprimento do Rostro (CR), no meio da margem anterior do nasal diagonalmente até a margem superior da junção do maxilar com o frontal na lateral interna da órbita; Comprimento do Diástema (D), da margem posterior do incisivo superior até a margem anterior do dP4; Comprimento do Forame Incisivo (FIC), Largura Máxima do Forame Incisivo (FIL); Constricção Inter-Orbital (IO); Maior Largura da Caixa Craniana (LCC), medida na margem posterior do arco zigomático; Maior Largura Craniana no Meato (LCM); Largura da Fossa Mesoptergóidea (LFM), na junção do palatino com o processo pterigóide;

Largura entre Maxilares (LMX) na altura do dP4 ou M1; Largura do Rostro (LR), no arco do incisivo superior; maior Largura Zigomática (LZ); Maior Comprimento do Crânio (MCC), medido da margem mais anterior do nasal até a crista do occipital; Série Molar Superior (SMS); Série Molar Inferior (SMI). As medidas foram tomadas preferencialmente no lado direito do espécime, salvo quando esta estrutura apresentava-se quebrada ou ausente, quando então o outro lado foi medido.



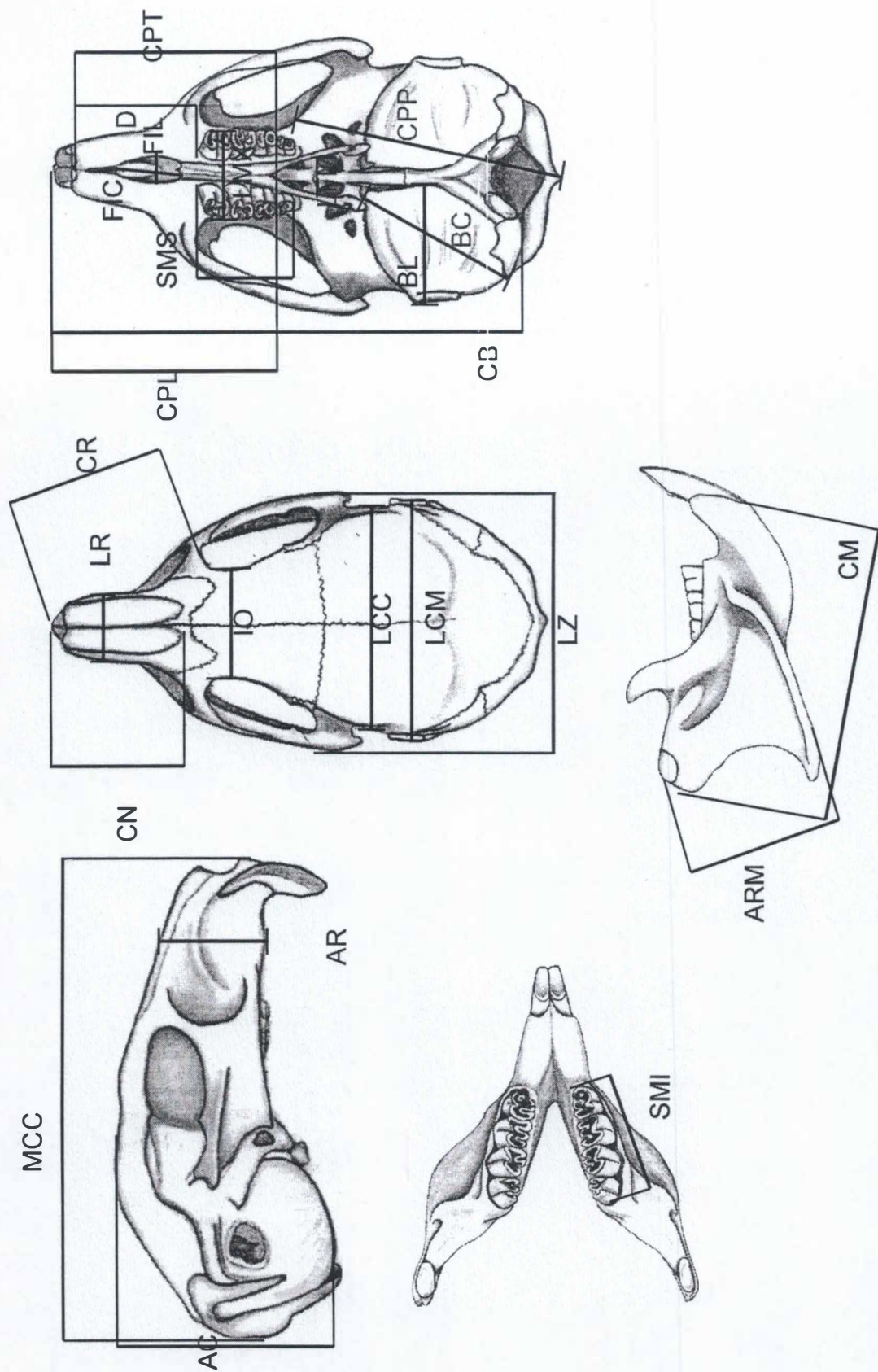


Figura 3. Medidas lineares de caracteres morfométricos do crânio e mandíbula de *Clyomys* utilizados nas análises. Ver Material e Métodos para abreviações.



### ***Estimação de Dados Ausentes***

Alguns exemplares apresentaram partes do crânio quebradas ou ausentes. No sentido de estimar as medidas relativas às partes ausentes, foi utilizado um algoritmo baseado no método EM (Expectation-Maximization, DEMPSTER *et al.*, 1977), em que as medidas ausentes são estimadas através de um processo iterativo de verossimilhança máxima, de forma a estabilizar a matriz de variância-covariância, calculada a partir do conjunto de exemplares completos (STRAUSS *et al.*, no prelo). Assim, dados foram estimados para indivíduos com até 1/5 (20%) das medidas ausentes, através de rotina escrita no programa Matlab (MATHWORKS, 1994), e disponível em <http://www.biol.ttu.edu/faculty/facpages/strauss/matlab/matlab.htm>.

#### **2.2.1. Análises Univariadas**

##### ***Premissas Estatísticas***

Os teste de Kolmogorov-Smirnov (SOKAL & ROHLF, 1981) foi utilizado para avaliar a normalidade das medidas dos caracteres cranianos das matrizes originais compostas para cada análise de variância para os efeitos etário, sexual e geográfico. Uma vez que nem todos os caracteres apresentaram distribuição normal, a matriz obtida com as medidas dos caracteres cranianos foi transformada em logaritmos naturais, no sentido de aproximar as distribuições de frequência das variáveis à distribuição normal.

O teste de Levene (1960), utilizado quando os valores de uma variável aproximam-se de uma distribuição contínua, não necessariamente de uma normal, foi usado para verificar a homogeneidade de variâncias entre as

amostras analisadas por ser considerado mais robusto que outros testes quando dados não assumem uma distribuição normal (MANLY, 1994).

Os procedimentos estatísticos para as análises de variância univariada (ANOVA) seguiram Sokal e Rohlf (1981). Os níveis de significância das diferenças entre médias nas diferentes análises foram definidos da seguinte maneira: diferenças altamente significativas,  $p < 0,01$ , diferenças significativas,  $0,05 > p > 0,01$ , e diferenças marginalmente significativas,  $p = 0,05$ . Valores de  $p$  acima de 0,05 não foram considerados significantes. O teste *a posteriori* de Tukey foi utilizado na avaliação dos caracteres que apresentaram diferenças significativas, no sentido de contrastar as diferenças entre médias dos grupos.

Todas as rotinas estatísticas para as análises univariadas foram realizadas com o programa MiniTab (versão 11.2).

### ***Efeito Etário***

Uma vez que as classes etárias previamente definidas podem não refletir unicamente a idade cronológica dos indivíduos, podendo os padrões de desgaste ser reflexo de diferentes dietas, tipos de solo e hábitat ou, ainda, de doenças e problemas de oclusão (PESSÔA & REIS, 1991), a ANOVA para testar o efeito etário sobre os caracteres craniométricos foi realizada sobre a amostra do PNE com classes etárias de jovens (classes 1 a 4, indivíduos com ao menos um dente irrompendo) compondo o grupo A e classes etárias dos adultos (classes 5 a 8, indivíduos com de todos os dentes funcionais) compondo o grupo B.

### ***Efeito Sexual***

Considerando que o efeito etário no tamanho dos indivíduos foi estatisticamente significativo para a maioria dos variáveis testadas, a ANOVA para testar o efeito sexual efetuou-se sobre a amostra do PNE com classe etária compreendida entre 5 e 8.

### ***Comparação com as amostras agrupadas de SP***

Embora a amostra do PNE seja a maior de todas ( $N = 15$ ), quando considerados somente os adultos e provenientes de uma mesma localidade, as amostras populacionais de SP quando agrupadas compõem uma amostra geográfica de maior tamanho ( $N$  total = 35 e adultos com  $N = 24$ ). Portanto, foram realizadas análises de variância univariada para testar se os efeitos etário e sexual apresentavam-se estatisticamente significantes ou não na amostra geográfica de SP, no sentido de comparar com os resultados obtidos nas análises realizadas com a amostra do PNE.

### ***Efeito geográfico***

A ANOVA para testar o efeito geográfico efetuou-se sobre as amostras populacionais melhor representadas (ao menos seis indivíduos), com classe etária compreendida entre 5 e 8 (ou grupo B, indivíduos com todos os dentes funcionais). Uma vez que não foi verificado dimorfismo sexual, indivíduos machos, fêmeas e com sexo indeterminado foram incluídos nas análises: DF - Distrito Federal ( $N = 6$ ), PNE – Parque Nacional das Emas ( $N = 15$ ), em Goiás, MS - Mato Grosso do Sul ( $N = 16$ ) e SP - São Paulo ( $N = 26$ ).

## 2.2.2. Análises multivariadas

### ***Análise dos Componentes Principais***

As medidas dos 25 caracteres cranianos de indivíduos jovens e adultos foram transformadas para logaritmos e foi calculada a matriz de variâncias e covariâncias entre os caracteres, da qual foram extraídos os autovalores e autovetores, em uma análise de componentes principais (MANLY, 1994). Este procedimento teve como objetivo identificar uma possível estruturação na variação morfométrica na amostra tratada como um conjunto homogêneo de observações, sem definir agrupamentos *a priori*. Vetores de correlação de Pearson entre os caracteres originais e os componentes principais foram estimados. Como os principais componentes são combinações lineares das variáveis originais com os coeficientes dos autovetores, o primeiro principal componente é interpretado como uma estimativa de tamanho geral multivariado se todas as variáveis apresentaram correlação positiva e significativa com os coeficientes deste componente. A análise de componentes principais também foi utilizada para identificar padrões de alometria estática multivariada (JOLICOEUR, 1963), extraíndo-se os autovetores e autovalores de uma matriz de variância-covariância dos caracteres de indivíduos adultos somente (e.g., REIS, 1988; STRAUSS, 1984).

### ***Análise Discriminante Independente-do-Tamanho***

Altos níveis de variabilidade intrapopulacional nas dimensões do crânio de roedores devido ao aumento de tamanho em função da idade já foram verificados em indivíduos adultos (e.g., em *Proechimys*, PATTON & ROGERS, 1983;



PESSÔA & REIS, 1991). O componente etário pode, portanto, dificultar a identificação de padrões geográficos entre as populações. Para amostrar a variação independente do tamanho torna-se então necessário eliminar os fatores relacionados ao crescimento ontogenético antes de se proceder às análises de variabilidade entre grupos. Para tanto, neste estudo foi empregada a análise discriminante independente-do-tamanho (REIS *et al.*, 1990), onde os eixos principais de variação entre grupos são estimados sobre os resíduos da regressão preditiva ao primeiro principal componente da matriz de dados agrupados e centrados em zero.

### ***Distância de Mahalanobis (D2) e as análises de agrupamento***

A Distância de Mahalanobis é um método de medição de distâncias multivariadas que leva em consideração a covariância entre as variáveis de grupos designados *a priori* (MANLY, 1994). As distâncias de Mahalanobis são obtidas utilizando-se os resíduos da regressão das variáveis originais em relação aos dois primeiros eixos de maior variação multivariada para a calibração, dando maior peso ao eixo de menor variação para calcular a diferença entre os centróides dos grupos (MARCUS, 1990). Este método foi utilizado aqui para se obter as distâncias entre os grupos na análise discriminante corrigida para o fator tamanho.

Os dendrogramas evidenciando os agrupamentos foram baseados nas distâncias de Mahalanobis ( $H_0 : D^2 = 0$ ) e classificados segundo dois algoritmos: "Neighbour-joining" e UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic mean). O método de UPGMA (MICHENER & SOKAL, 1957) analisa as distâncias



entre os grupos par a par, agrupando os pares com base nas menores distâncias entre si, os quais depois são interconectados com base nas distâncias médias entre eles. O método de “Neighbour-joining” (SAITOU & NEI, 1987) também agrupa os pares com base nas menores distâncias, mas os re-avalia cada vez que uma nova observação se aproxima, recalculando os novos agrupamentos. Este processo é repetido até que nenhuma outra observação possa ser adicionada a um diferente agrupamento, enquanto no método de UPGMA os pares uma vez obtidos não são reavaliados.

### ***Alocação das Amostras Pequenas***

O grupos com o tamanho amostral reduzido (aqueles com menos de 6 indivíduos adultos) foram alocados *a posteriori* às amostras maiores com base nos valores de distância de Mahalanobis, sendo a consistência entre essas alocações estimada com base em 1000 interações aleatórias (*bootstrap*). O método de *bootstrap* reestima os parâmetros estatísticos a partir da re-amostragem com reposição dos dados originais, gerando intervalos de confiança para as estatísticas (MARCUS, 1990). A obtenção de regiões de 95% de confiança para os centróides derivados de análises multivariadas também é permitida por este método, que se mostrou eficaz mesmo quando se faz uso de matrizes com um grande número de variáveis e amostras de tamanho reduzido (ZUBEN *et al.*, 1998).

Todas as análises estatísticas multivariadas foram executadas no programa Matlab versão 4.2 (MATHWORKS, 1994), a partir de rotinas escritas por R. E. Strauss, sendo estas disponíveis na internet sob o endereço

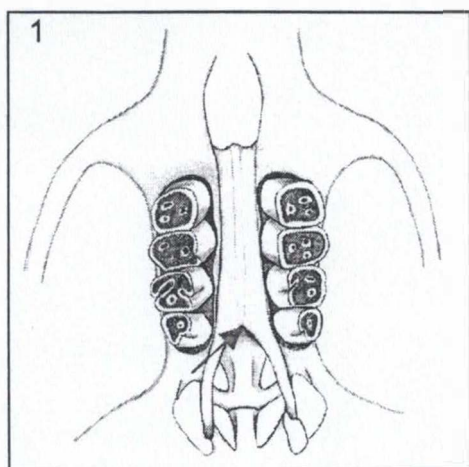
<http://www.biol.ttu.edu/faculty/facpages/strauss/matlab/matlab.htm>.

## **2.3. Diferenciação Qualitativa**

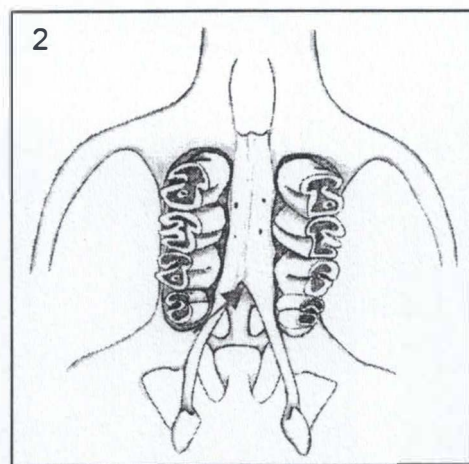
### **2.3.1. Crânio**

Foram comparados os caracteres morfológicos que apresentaram variação nos crânios dos exemplares observados. As comparações foram realizadas entre os indivíduos dentro de cada classe etária do grupo de adultos (classes de 5 a 8), com todas as amostras populacionais juntas, incluindo as amostras geográficas com poucos indivíduos (Mato Grosso, Minas Gerais e Paraguai), e entre os indivíduos adultos dentro de cada amostra geográfica disponível. Estatísticas descritivas de frequência (em percentual) e a amplitude de variação foram computadas com o propósito de se comparar as distribuições dos caracteres entre as amostras analisadas.

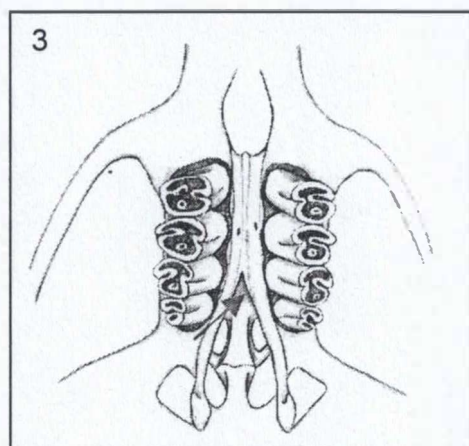
Os caracteres analisados foram: 1) alcance da margem anterior da fossa mesoptergóidea, com três condições identificadas: 1- até a metade do M3, 2- até o hipoflexo do M2, e 3- após o hipoflexo e antes da margem anterior do M2 (Fig. 4); 2) desenvolvimento da crista supraorbital, com três condições identificadas: 1- pouco, 2- moderadamente e, 3- bem desenvolvidas (Fig.5); e 3) forma do forame incisivo, com cinco condições identificadas: 1- ovalado, 2- alongado, 3- losângico, 4- em forma de ânfora e 5- liriforme (Fig. 6).



LBCE 1909

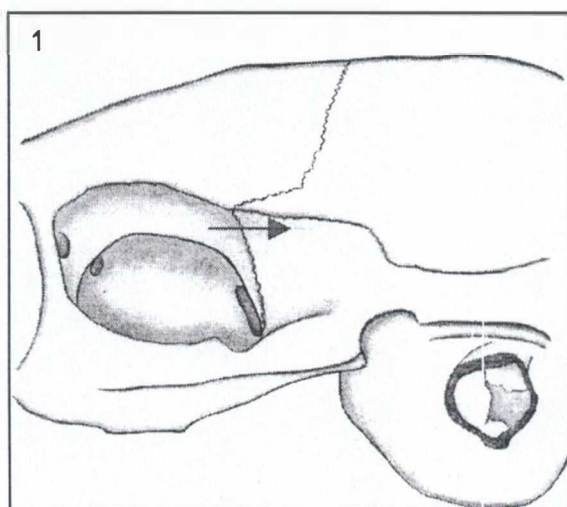


APC 455

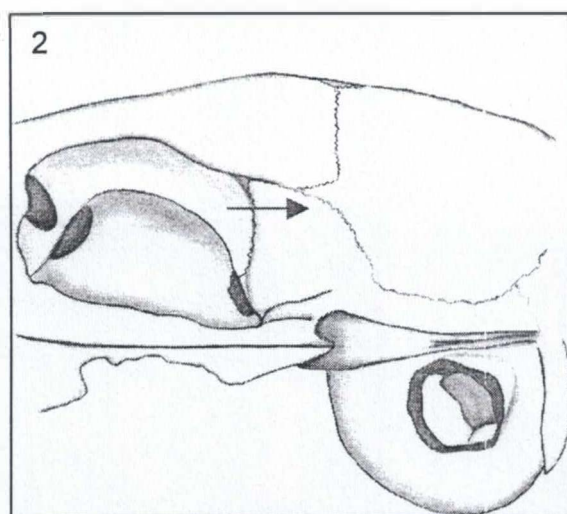


MN 24147

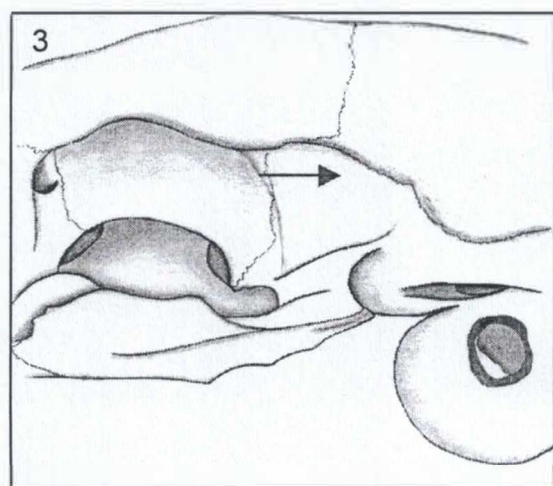
Figura 4. Exemplos da variação no alcance da margem anterior da fossa mesopterygóidea identificada entre as amostras do gênero *Clyomys*. 1) Até o hipoflexo do M2, 2) Até o hipoflexo do M2, e 3) Após o hipoflexo e antes da margem anterior do M2.



APC 551



MN 24144



MN 43074

Figura 5. Exemplo dos diferentes níveis de desenvolvimento da crista supraorbital identificados nas amostras do gênero *Clyomys*. 1) Pouco desenvolvida, 2) Moderadamente desenvolvida, e 3) Bem desenvolvida.



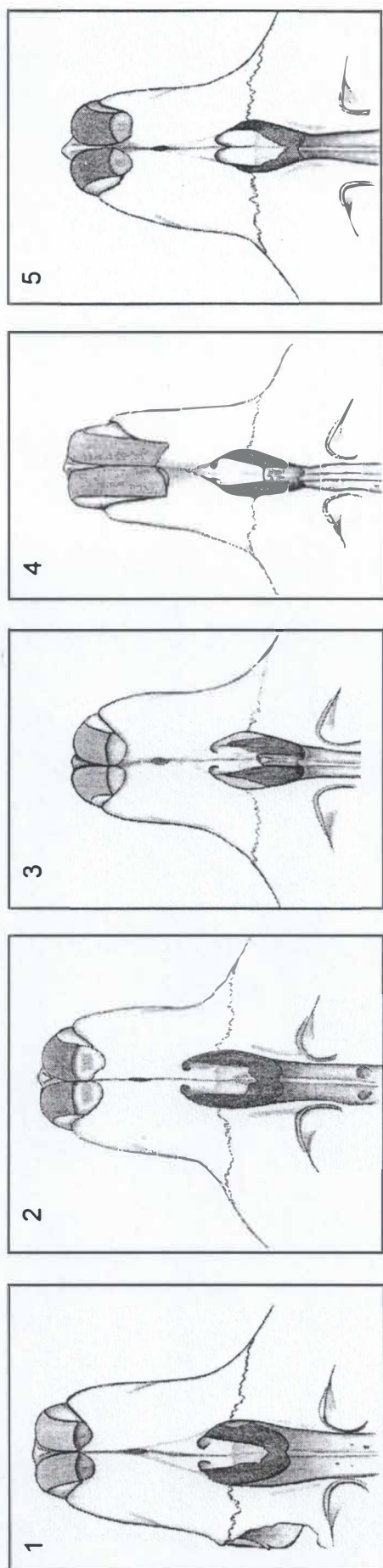


Figura 6. Exemplos das formas do forame incisivo identificadas nas amostras do gênero *Clyomys*. 1) Ovalado, 2) Alongado, 3) Liriforme, 4) Forma de ânfora, e 5) Losângico.

### 2.3.2. Morfologia Fállica

Estudos anatômicos da glândula e do báculo em roedores incluem a descrição da morfologia destas estruturas (e.g., DIDIER, 1962; HOOPER, 1961) e as implicações taxonômicas provenientes da variabilidade apresentada (e.g., HOOPER, 1958; HOOPER & HART, 1962; LIDICKER, 1968; 1996; SILVA, 1998). A morfologia do báculo tem sido utilizada nos estudos de diferenciação geográfica intra e interespecífica em *Proechimys* (PATTON, 1987; PESSÔA *et al.*, 1996; 1998; SILVA, 1998), sugerindo que o estudo da genitália pode constituir-se em uma fonte de informação morfológica sobre a diversificação em outros gêneros de roedores eumisopinos. Uma característica peculiar da morfologia da glândula em roedores histricognatos é o 'sáculo intromitente', também chamando de 'cul-de-sac' (saco cego) (HOOPER, 1961). Esta estrutura é localizada ventralmente à uretra, sendo formada por uma invaginação da parte distal da glândula, que é evertida durante o ato sexual; seu tamanho depende do estado sexual do indivíduo e varia conforme a espécie.

A metodologia para a diafanização da glândula neste trabalho seguiu uma adaptação de Hooper (1958) e Lidicker (1968), e a terminologia seguiu Hooper (1961) e Lidicker (1968). As glândulas retiradas de peles taxidermizadas passaram por uma reidratação em solução de água com álcool em proporção de 1:1, por 3-5 dias. As glândulas que não se reidrataram neste período passaram por um tratamento em KOH 4% por cerca de 4-5 horas. Os exemplares preservados em meio líquido foram clareados em KOH 4% durante 1 ou 2 dias e pigmentados com Alizarina Red a 0,003%, durante 1 ou 2 dias, para permitir a visualização dos tecidos ósseos. Depois, o material foi sucessivamente passando em

cada concentração por 1 dia. Antes de iniciar a diafanização a morfologia externa da glândula foi estudada e descrita, pois este processo pode danificar estruturas externas como, por exemplo, os espinhos. As partes internas foram estudadas através de dissecação, realizada durante o processo de diafanização. Para a observação das estruturas internas foi efetuada uma incisão longitudinal na superfície ventral da glândula até a luz da uretra. Tanto as estruturas internas quanto as externas foram melhor visualizadas em água.

As medidas do báculo foram modificadas a partir de Hooper (1958) e tomadas com o uso de uma lente de magnificação *Edmund Scientific* de graduação milimetrada (0,1 mm). As medidas utilizadas foram (Fig. 7): 1) comprimento total do báculo (CTB), 2) largura da base do báculo (BB), 3) maior largura proximal do báculo (PB), e 4) maior largura distal do báculo (DB).

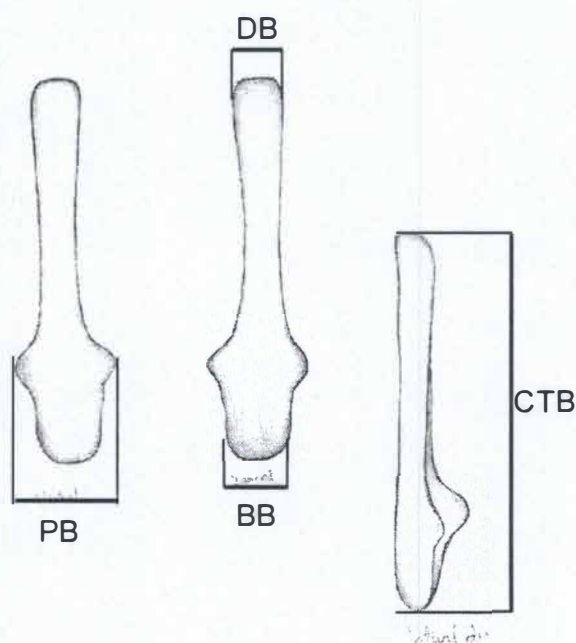


Figura 7. Medidas lineares de caracteres morfométricos tomadas do báculo de *Clyomys*.

### 2.3.3. Morfologia Externa

Os padrões de coloração gerais da pelagem em indivíduos do gênero *Clyomys* são caracterizados principalmente pela coloração da banda (ou região) subapical dos pêlos que, dependendo da cor ou nuance, pode dar um aspecto mais ou menos agrisalhado ao exemplar. No sentido de caracterizar os agrupamentos resultantes das análises de discriminantes, foi realizada a descrição da coloração da região subapical dos dois principais tipos de pêlos que cobrem as superfícies dorsal e lateral do corpo da maioria dos representantes da família dos equimídeos: os aristiformes, ("guard hairs"), mais largos e duros, e os setiformes ("over hairs"), mais estreitos e flexíveis (MOOJEN, 1948). Foram preparadas lâminas com trios de pêlos aristiformes e setiformes retirados das regiões médio-dorsal e lateral externa da coxa da pele da maioria dos exemplares adultos (N=59). A coloração da região subapical de cada pêlo foi nomeada segundo a comparação com as pranchas do catálogo de cores de Ridgway (1912).

As medidas externas dos exemplares adultos, quando disponíveis nas etiquetas originais, também foram utilizadas para a caracterização dos grupos e para comparações com observações feitas em revisões anteriores (AVILA-PIRES & WUTKE, 1981; BISHOP, 1974).



### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Variabilidade Craniométrica

##### 3.1.1. Análises univariadas

As análises de variância univariadas foram conduzidas para matrizes compostas exclusivamente com caracteres que obedeceram às premissas de normalidade e de homogeneidade das variâncias nos diferentes grupamentos etários, sexuais e geográficos.

O teste *a posteriori* de Tukey corroborou todos os caracteres cranianos significativamente diferentes na ANOVA para as matrizes originais compostas para testar os efeitos etário e sexual. A matriz composta para testar o efeito geográfico apresentou um único caráter significativamente diferente na ANOVA que não foi corroborado para nenhum grupamento pelo teste de Tukey, como será visto mais à frente nos resultados para o feito geográfico.

#### ***Análise da amostra do Parque Nacional das Emas (PNE)***

##### ***Efeito Etário***

Os caracteres Comprimento Cêndilo-Basal, Comprimento da Bula Timpânica, Comprimento da Mandíbula, Largura da Caixa Craniana, Série Molar Inferior e Série Molar Superior não apresentaram distribuição normal ( $p < 0,05$ ). Juntamente com o Comprimento Palatilar, estes caracteres também não apresentaram homogeneidade de variâncias ( $p < 0,05$ ), tendo sido, portanto, excluídos das análises de diferenciação etária. Os dois grupos etários apresentaram diferenças significativas para a maioria dos caracteres cranianos

(16 dos 18 caracteres testados) com exceção de Largura da Bula Timpânica e Largura da Fossa Mesoptergóidea (Tab. 3).

Efeito sexual

Os caracteres Largura da Caixa Craniana e Largura Zigomática, que não apresentaram distribuição normal ( $p < 0,05$ ), e o caráter Construção Interorbital, que não apresentou homogeneidade de variâncias ( $p < 0,05$ ), foram excluídos das análises. Não foi encontrada diferença entre sexos para qualquer das variáveis analisadas (Tab. 4).

Tabela 3. Média, desvio-padrão e valores de  $F$  e  $p$  da ANOVA para o efeito etário, para as 18 medidas cranianas nos dois grupos etários da amostra do PNE ( $N = 23$ ).

Caracteres	Classes etárias 1-4 N = 8	Classes etárias 5-8 N = 15	F	p
AC	18,12 ± 0,86	19,09 ± 0,58	10,68	0,004***
AR	7,43 ± 0,51	8,39 ± 0,33	30,52	<0,001***
ARM	11,05 ± 1,02	12,65 ± 0,64	21,32	<0,001***
BL	1,08 ± 0,59	11,48 ± 0,51	2,98	0,099
CN	10,98 ± 1,35	13,18 ± 0,98	19,60	<0,001***
CPL	18,05 ± 1,36	20,61 ± 1,10	25,72	<0,001***
CPP	23,56 ± 1,39	24,65 ± 0,74	6,22	0,021**
CR	13,59 ± 1,26	15,73 ± 0,87	23,22	<0,001***
D	9,46 ± 0,90	10,64 ± 0,61	13,87	0,001***
FIC	4,90 ± 0,28	5,95 ± 0,60	25,12	<0,001***
FIL	2,45 ± 0,25	2,79 ± 0,27	8,56	0,008***
IO	10,29 ± 0,45	11,14 ± 0,57	8,87	0,005***
LCM	22,87 ± 1,39	24,11 ± 0,77	7,92	0,01**
LFM	3,30 ± 0,50	3,57 ± 0,31	2,94	0,101
LMX	8,20 ± 0,48	9,04 ± 0,33	25,12	<0,001**
LR	6,87 ± 0,47	7,44 ± 0,31	12,30	0,002***
LZ	24,61 ± 1,66	26,19 ± 0,66	16,46	0,001***
MCC	43,52 ± 3,05	47,43 ± 1,66	16,08	<0,001***

Diferenças altamente significativas\*\*\*,  $p < 0,01$ , diferenças significativas\*\*,  $0,05 > p > 0,01$ , e diferenças marginalmente significativas\*,  $p = 0,05$ .

Tabela 4. Média, desvio-padrão e valores de *F* e *p* da ANOVA para o efeito sexual, para as 22 medidas cranianas de adultos da amostra do PNE (N = 14).

Caracteres	Fêmeas N = 8	Machos N = 6	<i>F</i>	<i>p</i>
AC	18,99 ± 0,69	19,12 ± 0,38	0,19	0,673
AR	8,46 ± 0,32	8,24 ± 0,31	1,59	0,231
ARM	12,79 ± 0,45	12,25 ± 0,56	4,03	0,068
CB	44,52 ± 1,00	44,11 ± 1,42	0,44	0,522
BC	15,70 ± 0,42	15,75 ± 0,29	0,08	0,778
BL	11,42 ± 0,50	11,41 ± 0,43	0,00	0,978
CM	26,73 ± 0,79	26,12 ± 1,13	1,45	0,252
CN	13,18 ± 1,18	13,15 ± 0,85	0,00	0,994
CPL	20,57 ± 0,88	20,21 ± 0,86	0,57	0,464
CPP	24,51 ± 0,74	24,59 ± 0,50	0,06	0,817
CPT	17,16 ± 0,64	16,76 ± 0,78	1,12	0,312
CR	15,66 ± 0,82	15,70 ± 1,03	0,01	0,943
D	10,77 ± 0,58	10,34 ± 0,58	1,85	0,199
FIC	5,96 ± 0,46	6,02 ± 0,81	0,01	0,919
FIL	2,74 ± 0,31	2,82 ± 0,25	0,30	0,592
LCM	24,12 ± 1,01	24,03 ± 0,42	0,04	0,853
LFM	3,59 ± 0,33	3,48 ± 0,27	0,43	0,523
LMX	8,94 ± 0,34	9,18 ± 0,35	1,72	0,215
LR	7,42 ± 0,18	7,35 ± 0,35	0,24	0,632
MCC	47,08 ± 1,48	47,25 ± 1,20	0,05	0,819
SMI	9,76 ± 0,43	10,02 ± 0,25	1,91	0,192
SMS	9,05 ± 0,37	9,27 ± 0,36	1,26	0,284

**Análise das amostras agrupadas de São Paulo (SP)**

**Efeito etário**

Os caracteres Comprimento do Palatal, Comprimento do Rostro, Comprimento do Diástema, Série Molar Inferior e Série Molar Superior, que não apresentaram distribuição normal ( $p<0,05$ ), Comprimento Pós-Palatal e Maior Comprimento do Crânio, que não apresentaram homogeneidade de variâncias ( $p<0,05$ ), e o Comprimento do Nasal, que não se ajustou à qualquer das duas premissas, foram excluídos das análises. Os grupos etários apresentaram diferenças significativas para a maioria dos caracteres cranianos (13 dos 17 caracteres), com exceção da Altura do Crânio, Largura da Bula Timpânica,

Largura do Forame Incisivo e Largura da Caixa Craniana (Tab. 5).

Tabela 5. Média, desvio-padrão e valores de *F* e *p* da ANOVA para o efeito etário, para as 17 medidas cranianas nos dois grupos etários da amostra geográfica de SP (N = 35).

Caracteres	Classes etárias 1-4 N = 9	Classes etárias 5-8 N = 26	F	p
AC	18,21 ± 0,53	18,63 ± 0,62	3,31	0,078
AR	7,98 ± 0,36	8,83 ± 0,45	27,20	<0,001***
ARM	12,28 ± 0,86	13,76 ± 0,65	30,96	<0,001***
CB	42,43 ± 2,41	46,40 ± 1,21	42,00	<0,001***
BC	14,26 ± 0,61	14,99 ± 0,57	10,84	0,002***
BL	11,17 ± 0,68	11,10 ± 0,69	0,08	0,782
CM	25,95 ± 1,43	28,57 ± 0,98	38,41	<0,001***
CPT	16,25 ± 0,90	18,53 ± 0,69	65,01	<0,001***
FIC	5,22 ± 0,48	6,09 ± 0,43	28,22	<0,001***
FIL	2,80 ± 0,13	2,83 ± 0,23	0,06	0,812
IO	11,07 ± 0,62	11,60 ± 0,52	6,60	0,015**
LCC	21,03 ± 0,59	21,27 ± 0,49	1,44	0,239
LCM	23,14 ± 0,74	24,13 ± 0,87	9,74	0,004***
LFM	3,55 ± 0,40	3,90 ± 0,32	7,27	0,011**
LMX	8,84 ± 0,27	9,33 ± 0,38	12,33	0,001***
LR	7,39 ± 0,25	7,90 ± 0,31	21,07	<0,001***
LZ	26,29 ± 1,44	27,85 ± 0,95	13,60	0,001***

Diferenças altamente significativas\*\*\*,  $p < 0,01$ , diferenças significativas\*\*,  $0,05 > p > 0,01$ , e diferenças marginalmente significativas\*,  $p = 0,05$ .

**Efeito Sexual**

Todos os caracteres apresentaram distribuição normal ( $p > 0,05$ ) e somente o caráter Comprimento Côndilo-Basal não apresentou homogeneidade de variâncias ( $p < 0,05$ ), sendo o único caráter excluído das análises. Não foi verificado dimorfismo sexual em nenhuma das variáveis analisadas (Tab. 6).



Tabela 6. Média, desvio-padrão e valores de  $F$  e  $p$  da ANOVA para o efeito sexual, para as 24 medidas cranianas de adultos da amostra geográfica de SP ( $N = 24$ ).

Caracteres	Fêmeas N = 8	Machos N = 16	$F$	$p$
AC	18,97 $\pm$ 0,37	18,44 $\pm$ 0,68	2,28	0,125
AR	8,98 $\pm$ 0,37	8,79 $\pm$ 0,48	0,72	0,495
ARM	13,89 $\pm$ 0,50	13,68 $\pm$ 0,76	0,34	0,714
BC	15,05 $\pm$ 0,31	14,87 $\pm$ 0,60	2,17	0,137
BL	11,29 $\pm$ 0,74	10,98 $\pm$ 0,68	0,60	0,555
CM	28,69 $\pm$ 0,92	28,40 $\pm$ 1,03	1,14	0,337
CN	14,34 $\pm$ 0,63	14,13 $\pm$ 0,45	0,80	0,463
CPL	21,94 $\pm$ 0,41	21,86 $\pm$ 0,62	0,07	0,932
CPP	25,23 $\pm$ 0,49	25,27 $\pm$ 0,65	1,46	0,253
CPT	18,45 $\pm$ 0,69	18,57 $\pm$ 0,73	0,08	0,922
CR	17,04 $\pm$ 0,94	16,65 $\pm$ 0,51	1,00	0,384
D	11,76 $\pm$ 0,31	11,58 $\pm$ 0,52	0,43	0,653
FIC	6,13 $\pm$ 0,33	6,11 $\pm$ 0,49	0,31	0,735
FIL	2,83 $\pm$ 0,21	2,80 $\pm$ 0,25	0,83	0,448
IO	11,46 $\pm$ 0,43	11,76 $\pm$ 0,49	3,44	0,049
LCC	21,21 $\pm$ 0,56	21,28 $\pm$ 0,50	0,11	0,894
LCM	24,22 $\pm$ 0,80	24,07 $\pm$ 0,95	0,11	0,896
LFM	3,86 $\pm$ 0,39	3,96 $\pm$ 0,26	1,03	0,375
LMX	9,47 $\pm$ 0,30	9,24 $\pm$ 0,42	1,14	0,337
LR	7,92 $\pm$ 0,21	7,89 $\pm$ 0,37	0,04	0,961
LZ	27,77 $\pm$ 0,93	27,81 $\pm$ 1,02	0,49	0,619
MCC	50,11 $\pm$ 1,20	49,78 $\pm$ 1,39	2,23	0,793
SMI	10,87 $\pm$ 0,49	10,86 $\pm$ 0,45	0,40	0,675
SMS	10,02 $\pm$ 0,64	10,03 $\pm$ 0,38	1,52	0,240

As duas amostras submetidas à análises univariadas (PNE e SP) apresentaram diferenças significantes entre as classes etárias, ao passo que o dimorfismo sexual secundário não foi significante. Assim, machos, fêmeas e indivíduos de sexo indeterminado foram incluídos nas análises geográficas.

### ***Efeito Geográfico***

Somente o caráter Comprimento do Nasal não apresentou distribuição normal ( $p < 0,05$ ) e homogeneidade de variâncias ( $p < 0,05$ ), sendo excluído da ANOVA para o efeito geográfico. A análise de variância univariada detectou diferenças significativas entre as localidades melhor amostradas em 21 dos 24 caracteres cranianos. Subconjuntos das amostras com médias não significantes entre si segundo o teste *a posteriori* de Tukey encontram-se evidenciados na Tabela 7.

As amostras DF e SP não diferiram significativamente entre si nas médias de 19 dos 21 caracteres, assim como as amostras PNE e MS, sendo que as duas primeiras amostras apresentaram médias maiores, exceto para o Comprimento da Bula Timpânica. Também não foram significativos os caracteres Altura do Rostro, Comprimento da Bula Timpânica, Construção Inter-Orbital e Comprimento do Pós-Palatal entre as amostras DF, SP e MS; Largura do Crânio no Meato entre as amostras DF, SP e PNE; Altura do Crânio, Comprimento do Pós-Palatal e Largura da Fossa Mesoptergóidea entre as amostras MS, PNE e DF; Altura do Crânio entre as amostras MS, PNE e SP; Largura do Rostro entre as amostras DF e MS; Largura da Caixa Craniana entre as amostras DF e PNE; e Largura da Fossa Mesoptergóidea entre as amostras SP e MS. Ainda segundo o teste *a posteriori* de Tukey, o caráter Largura entre Maxilares (LMX) não diferiu estatisticamente entre nenhuma das amostras, e nenhum caráter foi exclusivamente significativo entre todas as amostras. Entre as amostras que apresentaram as maiores médias DF foi a maior em 11 dos 21 caracteres, SP em 9 e PNE em 1. A tabela 8 resume as medidas dos caracteres cranianos dos exemplares adultos, incluindo as amostras populacionais com poucos indivíduos.

Tabela 7. Média e desvio-padrão para os 21 caracteres cranianos significantes na ANOVA para o efeito geográfico, com subconjuntos (linhas conectas) de médias não significantes segundo o teste a *posteriori* de Tukey organizados em ordem decrescente. Ver Material e Métodos para entendimento dos acrônimos e N das amostras.

Caracteres	Média e Desvio-Padrão				F	p
AC	DF 19,46 ± 0,48	PNE 19,09 ± 0,58	MS 18,72 ± 0,82	SP 18,63 ± 0,62	3,53	0,020**
AR	DF 9,04 ± 0,32	SP 8,83 ± 0,45	MS 8,80 ± 0,32	PNE 8,39 ± 0,33	6,07	0,001***
ARM	DF 13,98 ± 0,74	SP 13,76 ± 0,65	PNE 12,65 ± 0,64	MS 12,49 ± 0,47	21,47	<0,001***
CB	DF 47,49 ± 1,29	SP 46,40 ± 1,21	PNE 44,51 ± 1,29	MS 44,38 ± 1,30	16,73	<0,001***
BC	PNE 15,76 ± 0,38	MS 15,43 ± 0,50	SP 14,99 ± 0,57	DF 14,84 ± 0,73	8,50	<0,001***
CM	SP 28,57 ± 0,98	DF 28,38 ± 0,67	MS 26,82 ± 0,70	PNE 26,66 ± 1,02	21,83	<0,001***
CPL	DF 22,37 ± 0,89	SP 21,89 ± 0,53	PNE 20,61 ± 1,10	MS 20,30 ± 0,88	19,13	<0,001***
CPP	SP 25,32 ± 0,61	MS 24,84 ± 0,88	DF 24,79 ± 0,91	PNE 24,65 ± 0,74	3,04	0,036**
CPT	DF 18,76 ± 0,85	SP 18,53 ± 0,69	PNE 17,12 ± 0,86	MS 16,62 ± 0,80	26,82	<0,001***
CR	DF 17,07 ± 0,73	SP 16,76 ± 0,67	MS 16,08 ± 0,71	PNE 15,73 ± 0,87	8,67	<0,001***
D	DF 12,02 ± 0,47	SP 11,64 ± 0,45	PNE 10,64 ± 0,61	MS 10,60 ± 0,54	23,99	<0,001***
IO	DF 11,77 ± 0,50	SP 11,60 ± 0,52	MS 11,26 ± 0,52	PNE 11,03 ± 0,57	5,13	0,003***
LCC	SP 21,27 ± 0,49	DF 21,12 ± 0,51	PNE 20,78 ± 0,57	MS 20,42 ± 0,49	9,56	<0,001***
LCM	DF 24,47 ± 0,75	SP 24,13 ± 0,87	PNE 24,11 ± 0,76	MS 23,20 ± 0,87	5,65	0,002***
LFM	SP 3,90 ± 0,32	MS 3,64 ± 0,32	PNE 3,57 ± 0,31	DF 3,50 ± 0,28	5,25	0,003***
LMX	SP 9,33 ± 0,38	DF 9,31 ± 0,26	PNE 9,04 ± 0,24	MS 9,01 ± 0,50	3,05	0,035**
LR	SP 7,90 ± 0,31	DF 7,89 ± 0,14	MS 7,65 ± 0,28	PNE 7,44 ± 0,31	9,00	<0,001***
LZ	SP 27,85 ± 0,95	DF 27,73 ± 0,94	PNE 26,54 ± 0,67	MS 26,04 ± 0,74	18,83	<0,001***
MCC	DF 49,96 ± 1,11	SP 49,91 ± 1,26	MS 47,50 ± 1,77	PNE 47,43 ± 1,66	14,18	<0,001***
SMI	SP 10,88 ± 0,44	DF 10,58 ± 0,19	PNE 9,84 ± 0,37	MS 9,63 ± 0,36	42,81	<0,001***
SMS	SP 10,08 ± 0,48	DF 10,00 ± 0,27	PNE 9,13 ± 0,36	MS 8,819 ± 0,49	33,30	<0,001***

Diferenças altamente significativas\*\*\*, p <0,01, diferenças significativas\*\*, 0,05>p >0,01, e diferenças marginalmente significativas\*, p = 0,05.



Tabela 8. Médias, desvios-padrões e intervalos da variação (min.–máx.) das medidas cranianas (em mm) de adultos das amostras do gênero *Clyomys* utilizadas nas análises de variabilidade craniométrica. f = fêmea; m = macho; i = indeterminado. \* MN 33503.

Caracteres	DF N = 6 (2f e 4m)	MG N = 3 (1f, 1m e 1i)	MS N = 16 (7f, 4m e 5i)	MT N = 2 (f)
AC	19,46 ± 0,48 18,82 - 19,87	17,66 ± 0,87 16,69 - 18,37	18,72 ± 0,82 17,37 - 20,12	18,69 ± 1,29 17,83 - 19,65
AR	9,04 ± 0,32 8,50 - 9,37	8,72 ± 0,76 8,05 - 9,55	8,79 ± 0,32 8,32 - 9,50	8,36 ± 0,30 8,15 - 8,57
ARM	13,98 ± 0,742 13,10 - 15,36	13,20 ± 0,70 12,52 - 13,92	12,49 ± 0,47 11,88 - 13,73	11,91 ± 0,20 11,77 - 12,06
CB	47,49 ± 1,29 45,54 - 49,10	43,34 ± 3,59 40,67 - 47,42	44,38 ± 1,30 42,29 - 46,29	43,32 ± 0,03 43,30 - 43,35
BC	14,84 ± 0,73 14,00 - 16,16	13,33 ± 0,85 12,57 - 14,25	15,43 ± 0,50 14,51 - 16,14	14,52 ± 0,20 14,38 - 14,67
BL	11,80 ± 0,59 11,18 - 12,80	10,52 ± 0,61 9,83 - 10,96	11,25 ± 0,66 9,74 - 12,08	11,44 ± 0,18 11,32 - 11,57
CM	28,38 ± 0,67 27,82 - 29,62	27,00 ± 0,94 25,62 - 29,22	26,82 ± 0,70 25,71 - 28,12	25,93 ± 0,17 25,81 - 26,06
CN	14,49 ± 0,67 13,85 - 15,50	13,29 ± 2,21 11,42 - 15,73	13,63 ± 0,69 12,00 - 14,63	13,83 ± 0,29 13,63 - 14,04
CPL	22,37 ± 0,89 20,97 - 23,24	21,05 ± 1,93 19,77 - 23,27	20,30 ± 0,88 19,02 - 22,64	20,03 ± 0,14 19,93 - 20,13
CPP	24,79 ± 0,91 23,79 - 26,31	23,49 ± 1,50 22,54 - 25,22	24,84 ± 0,88 23,11 - 26,23	24,62 ± 0,38 24,35 - 24,89
CPT	18,76 ± 0,85 17,59 - 19,68	17,72 ± 1,92 15,98 - 19,78	16,62 ± 0,80 15,58 - 18,48	16,16 ± 0,91 15,52 - 16,81
CR	17,07 ± 0,73 16,31 - 18,22	16,26 ± 1,71 15,13 - 18,23	16,08 ± 0,71 14,77 - 17,34	15,53 ± 0,48 15,19 - 15,87
D	12,02 ± 0,47 11,49 - 12,81	10,77 ± 1,57 9,40 - 12,48	10,60 ± 0,54 9,69 - 11,62	10,06 ± 0,11 9,98 - 10,14
FIC	6,15 ± 0,40 5,61 - 6,66	5,65 ± 0,80 5,00 - 6,55	5,82 ± 0,29 5,33 - 6,25	5,91 ± 0,33 5,68 - 6,15
FIL	2,67 ± 0,19 2,43 - 2,97	2,64 ± 0,29 2,30 - 2,84	2,83 ± 0,26 2,47 - 3,42	2,58 ± 0,21 2,43 - 2,73
IO	11,77 ± 0,50 11,09 - 12,40	11,09 ± 1,49 10,22 - 12,81	11,26 ± 0,52 10,45 - 12,12	11,12 ± 0,94 10,46 - 11,79
LCC	21,12 ± 0,51 20,38 - 21,68	19,81 ± 1,78 18,10 - 21,65	20,42 ± 0,49 19,24 - 21,29	20,59 ± 0,10 20,52 - 20,66
LCM	24,47 ± 0,75 23,82 - 25,72	22,81 ± 1,86 20,80 - 24,47	23,20 ± 0,87 21,56 - 24,87	23,65 ± 0,11 23,57 - 23,73
LFM	3,50 ± 0,28 3,22 - 3,88	3,78 ± 0,25 3,57 - 4,06	3,64 ± 0,32 3,01 - 4,12	3,32 ± 0,23 3,16 - 3,49
LMX	9,31 ± 0,26 9,07 - 9,76	8,82 ± 0,98 7,88 - 9,84	9,01 ± 0,49 3,01 - 4,12	8,69 ± 0,58 8,28 - 9,10
LR	7,89 ± 0,14 7,75 - 8,13	7,54 ± 0,76 7,04 - 8,42	7,65 ± 0,29 7,30 - 8,12	6,82 ± 0,98 6,13 - 7,52
LZ	27,73 ± 0,94 26,35 - 28,59	25,97 ± 2,36 24,27 - 28,67	26,04 ± 0,74 24,76 - 27,53	25,83 ± 0,13 25,74 - 25,93
MCC	49,96 ± 1,11 48,47 - 51,23	46,66 ± 3,94 43,50 - 51,07	47,50 ± 1,77 43,39 - 50,26	46,83 ± 1,52 45,75 - 47,90
SMI	10,58 ± 0,19 10,36 - 10,86	10,01 ± 0,27 9,80 - 10,31	9,63 ± 0,36 8,70 - 10,13	9,98 ± 0,04 9,95 - 10,01
SMS	10,00 ± 0,27 9,67 - 10,30	10,73 ± 0,54 8,76 - 9,84	8,82 ± 0,49 7,96 - 9,64	8,90 ± 0,48 8,56 - 9,24



Continuação da tabela 8.

Caracteres	PNE N = 15 (8f, 6m e 1i)	PY* N = 1 (f)	SP N = 26 (8f, 16m 2i)
AC	19,09 ± 0,58 18,34 - 20,29	18,69	18,63 ± 0,62 16,90 - 19,51
AR	8,39 ± 0,33 7,78 - 9,05	8,63	8,83 ± 0,45 7,70 - 9,61
ARM	12,65 ± 0,64 11,59 - 13,91	12,55	13,76 ± 0,65 12,60 - 15,31
CB	44,51 ± 1,29 41,81 - 46,81	44,30	46,40 ± 1,21 44,34 - 48,96
BC	15,76 ± 0,38 14,82 - 16,36	15,37	14,99 ± 0,57 13,72 - 16,31
BL	11,48 ± 0,51 10,82 - 12,41	11,45	11,10 ± 0,69 9,61 - 12,55
CM	26,58 ± 1,02 25,20 - 28,15	27,12	28,57 ± 0,98 27,30 - 31,07
CN	13,18 ± 0,98 11,13 - 14,51	13,60	14,17 ± 0,50 13,14 - 15,13
CPL	20,61 ± 1,10 19,10 - 23,26	21,39	21,89 ± 0,53 20,82 - 22,87
CPP	24,65 ± 0,74 23,12 - 26,21	23,31	25,32 ± 0,61 24,08 - 26,69
CPT	17,12 ± 0,86 15,60 - 19,02	16,69	18,53 ± 0,69 17,34 - 19,82
CR	15,73 ± 0,87 14,28 - 16,84	16,31	16,76 ± 0,67 15,85 - 19,17
D	10,64 ± 0,61 9,57 - 11,64	10,63	11,64 ± 0,45 10,94 - 12,65
FIC	5,95 ± 0,60 4,90 - 6,95	6,13	6,09 ± 0,43 5,15 - 7,15
FIL	2,79 ± 0,27 2,24 - 3,18	2,50	2,83 ± 0,23 2,40 - 3,37
IO	11,03 ± 0,57 9,92 - 12,02	11,2	11,60 ± 0,52 10,48 - 12,97
LCC	20,79 ± 0,57 19,09 - 21,43	20,23	21,27 ± 0,49 20,00 - 22,09
LCM	24,11 ± 0,76 23,10 - 26,04	23,35	24,13 ± 0,87 22,63 - 26,41
LFM	3,57 ± 0,31 3,15 - 4,30	3,19	3,90 ± 0,32 3,25 - 4,42
LMX	9,04 ± 0,33 8,42 - 9,74	9,17	9,33 ± 0,38 8,43 - 9,93
LR	7,44 ± 0,31 6,90 - 8,10	7,41	7,90 ± 0,31 7,34 - 8,65
LZ	26,54 ± 0,66 25,77 - 27,62	26,40	27,85 ± 0,95 25,92 - 29,48
MCC	47,43 ± 1,66 44,77 - 51,28	46,45	49,91 ± 1,26 47,87 - 53,08
SMI	9,84 ± 0,37 8,99 - 10,41	10,73	10,88 ± 0,44 10,07 - 11,75
SMS	9,13 ± 0,35 8,46 - 9,71	9,39	10,08 ± 0,48 8,76 - 10,76

### 3.1.2. Análises multivariadas

#### ***Componentes Principais: Variabilidade Relacionada ao Tamanho***

Os componentes principais foram obtidos com o objetivo de verificar os padrões de variação em forma e tamanho no intervalo ontogenético representado na amostra total. As representações gráficas dos escores dos dois primeiros componentes principais e dos vetores de correlação entre os componentes principais e os caracteres encontram-se na figura 8.

O primeiro componente principal (PC1) abrange cerca de 70% de toda a variabilidade representada pela matriz de covariâncias, apresentando coeficientes positivos variando desde 0,40 (Largura do Forame Incisivo) a 0,97 (Comprimento Côndilo-Basal). Este resultado indica que a maior parte da variabilidade morfométrica observada no crânio das amostras do gênero *Clyomys* encontra-se associada ao fator tamanho. Os dois primeiros componentes (PC1 e PC2) abrangem 75,12% da variabilidade total de todas as amostras reunidas (Fig. 8a).

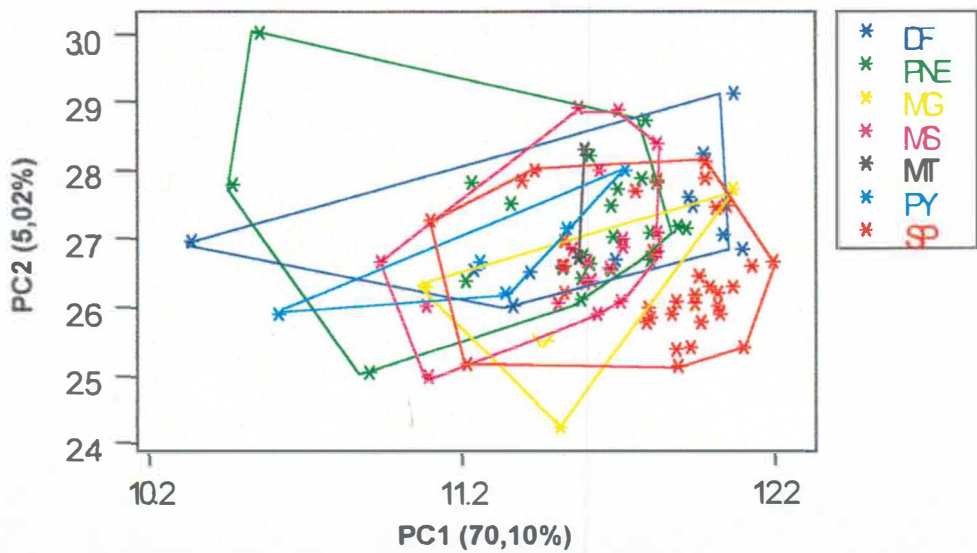
Coeficientes de correlação de Pearson ( $r$ ) foram obtidos para testar a significância entre os caracteres e os escores individuais do primeiro componente principal (Fig. 8b). Com exceção da Largura da Bula Timpânica ( $p = 0,0927$ ) e da Largura do Forame Incisivo ( $p = 0,3055$ ), todos os outros caracteres foram significativamente correlacionados com o PC1 ( $p < 0,001$ ).

Como o primeiro componente principal obtido de uma matriz de variância-covariâncias pode ser interpretado como um vetor de coeficientes alométricos, a isometria é postulada somente se cada coeficiente for igual a 0,2 (inverso da raiz quadrada do número total de variáveis –  $(1/p)^{0,5}$ ), onde coeficientes menores que

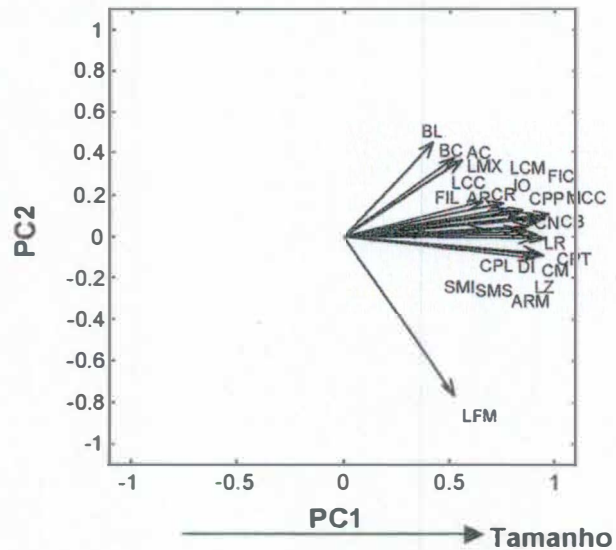
este refletem uma alometria negativa e os coeficientes maiores uma alometria positiva (Marcus, 1990). Todas as variáveis apresentaram coeficientes bem maiores que este valor, indicando um alto grau de influência alométrica no primeiro componente principal.

Os principais componentes obtidos de uma matriz de variância-covariância incluindo somente os indivíduos adultos (classes etárias 5 a 8) foram calculados no sentido de verificar se a variabilidade representada no PC1 era tamanha que justificasse o uso de uma análise que tratasse tamanho e forma independentemente (a análise discriminante independente-do-tamanho). O primeiro componente principal obtido nesta análise contou com 42,75% da variabilidade total abrangida pelos componentes principais, apresentando todos os coeficientes positivos e diferentes de 0,2, indicando um alto grau de influência alométrica no PC1.

Estes resultados sustentam, portanto, o uso de um método de análise discriminante que leve em consideração a mudança de forma em função do tamanho.



a)



b)

Figura 8. a) Projeção dos escores individuais das amostras de *Clyomys* no espaço definido pelos dois primeiros principais componentes (PC1 x PC2); b) vetores de correlação dos caracteres com os dois primeiros componentes principais (somente os coeficientes acima de 0,3 estão identificados).



### ***Análise Discriminante Independente-do-Tamanho***

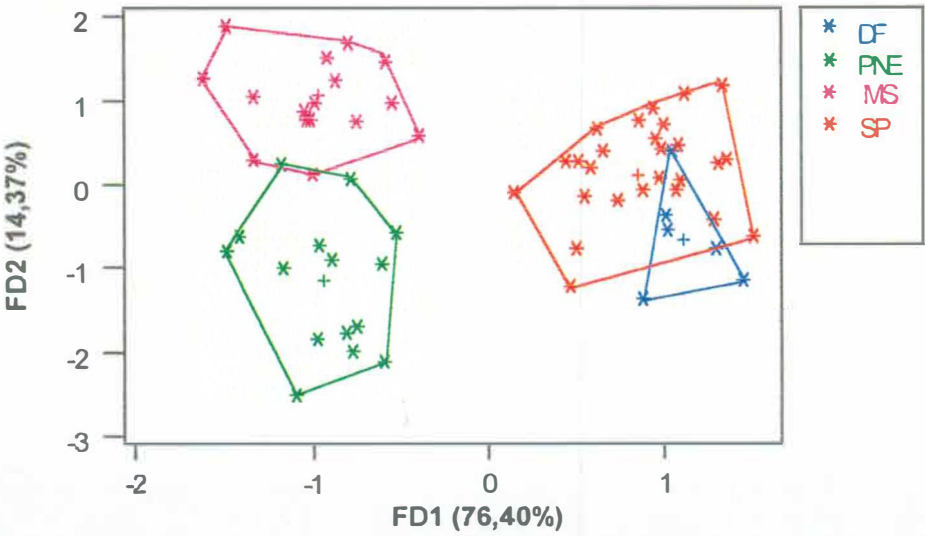
O espaço definido pelos escores individuais das duas primeiras funções discriminantes (FD1 e FD2) obtidas da análise discriminante independente-do-tamanho revelou três grupos definidos (Fig. 9a). As duas primeiras funções abrangem 90,77% da variabilidade total independente do tamanho entre as maiores amostras geográficas de *Clyomys*, compreendidas somente por adultos.

Ao longo do eixo da FD1, que expressa a maior variabilidade intergrupai independente do tamanho (76,40%), percebe-se a definição de dois grupos, o primeiro composto pelas amostras do MS e do PNE e o segundo composto por amostras do DF e de SP. Estes grupos diferenciam-se por apresentarem-se contrastantes com respeito principalmente aos caracteres Comprimento da Série Molar Inferior e Comprimento do Palatal, relativamente maiores para DF e SP, e ao Comprimento e Largura da Bula Timpânica, relativamente maiores para MS e PNE (Fig. 9b). Portanto, no eixo da FD1 o grupo formado por amostras do MS e PNE pode ser caracterizado por indivíduos que apresentam o palato relativamente menor e com conformação da bula timpânica relativamente maior, enquanto o grupo compreendido por amostras do DF e de SP diferencia-se do primeiro na maior dimensão relativa do crânio, apresentando o Palatal e a Série Molar Inferior como os caracteres que mais contribuíram nesta diferenciação.

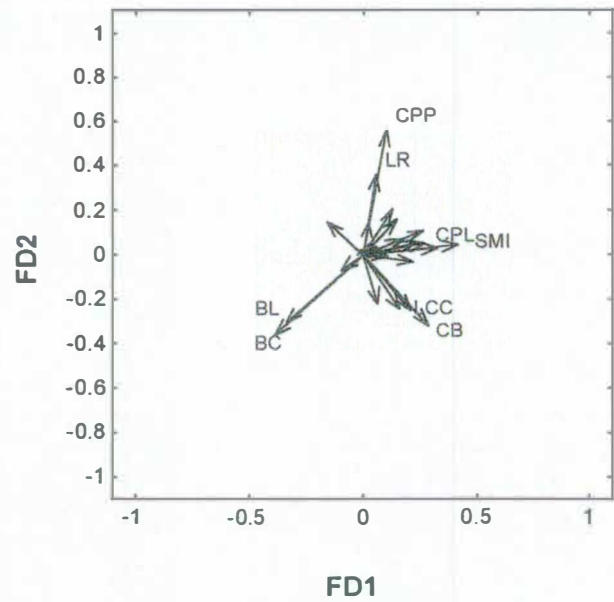
O segundo eixo de maior variação (FD2) representa 14,37% da variabilidade total e separa as amostras do MS e do PNE, evidenciando apenas um pequeno contato entre elas, enquanto mantém sobreposição quase total dos escores individuais das amostras do DF e de SP. A separação entre as amostras do MS e do PNE ao longo deste eixo se dá pelos maiores valores relativos do

comprimento da caixa craniana (ou Comprimento do Pós-Palatal) e da largura do rosto dos indivíduos do MS. Considerando que eixo o discriminante FD2 representa uma pequena parcela da variabilidade total relacionada à forma independente do tamanho entre grupos, esta separação não pode ser considerada como tão acentuada.

Apesar da amostra do DF ser quase completamente sobreposta à de SP em relação aos dois eixos de maior discriminação, os caracteres Comprimento do Palatal e Série Molar Inferior parecem contribuir para um palato relativamente maior em DF. Contudo, esta diferença pode estar relacionada ao pequeno tamanho amostral do DF, que contou com apenas seis indivíduos.



a)



b)

Figura 9. a) Projeção dos escores individuais das amostras de *Clyomys* no espaço definido pelas duas funções discriminantes independentes do tamanho (FD1 x FD2); b) vetores de correlação dos caracteres com as duas funções discriminantes independentes do tamanho (somente os coeficientes acima de 0,3 estão identificados).

### ***Análises de agrupamento e alocação das amostras pequenas***

As distâncias de Mahalanobis corrigidas para o fator tamanho intragrupos foram estimadas entre as maiores amostras (DF, MS, PNE e SP) e constituíram a base para a obtenção de agrupamentos pelos algoritmos “Neighbour-joining” e UPGMA (Fig. 10).

Os agrupamentos evidenciados pelos métodos UPGMA e “Neighbour-joining” apresentaram topologias idênticas: um grupo composto pelas amostras do DF e SP e outro composto por amostras do MS e PNE. Os dois agrupamentos revelados são separados por moderadas distâncias de Mahalanobis (37,54 a 56,12). A distância entre as amostras do MS e de PNE (13,97) é menor do que aquela entre as amostras do DF e SP (15,72), enquanto a amostra do DF é a mais divergente, como fica evidenciado no dendrograma de “Neighbour-joining”.

A alocação das amostras menores (que apresentaram menos que seis indivíduos adultos) foi efetuada segundo os valores das distâncias de Mahalanobis, onde as menores amostras foram alocadas àquelas maiores considerando a menor distância entre os centróides. As probabilidades de alocação foram obtidas após 1000 interações de *bootstrap* e são apresentadas na Tabela 9.



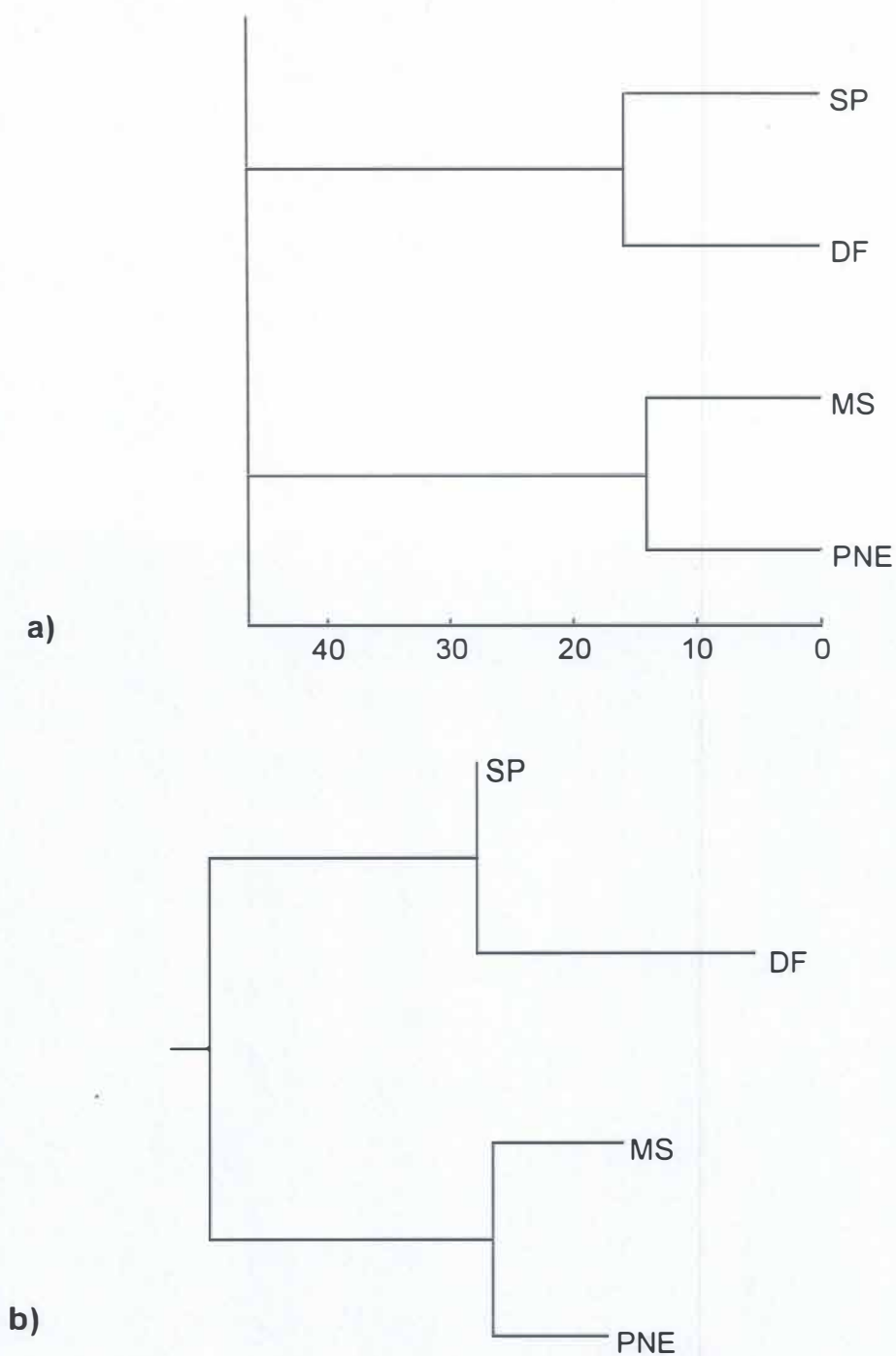


Figura 10. Dendrogramas mostrando a topologia das similaridades morfométricas entre as amostras geográficas de *Clyomys* obtidos a partir das distâncias de Mahalanobis através dos procedimentos (a) UPGMA e (b) "Neighbour-joining".

A amostra pequena MG (4 indivíduos) alocou-se mais fortemente à amostra SP (74,4%) do que à DF (25,6%). Este resultado pode ser reflexo da distância geográfica entre estas três amostras, uma vez que todos os indivíduos da amostra MG são provenientes da parte centro-oeste do Estado de Minas Gerais, que se encontra mais próxima ao Estado de São Paulo. A amostra de MG não foi associada em qualquer das replicações às amostras do PNE e de MS.

A amostra pequena MT (2 indivíduos) foi alocada consistentemente à amostra MS (98%), sendo secundária e fracamente associada à amostra do PNE (1%). A associação da amostra do MT à do MS é consistente com a proximidade geográfica entre elas, entretanto, segundo este critério, a amostra do MT deveria também ser fortemente associada à amostra do PNE. De maneira semelhante a amostra reduzida PY (1 indivíduo), contendo um indivíduo somente, associou-se mais fortemente à amostra de SP (75,1%) enquanto que fracamente com a amostra de MS (19,1%), a mais próxima geograficamente.

Tabela 9. Probabilidades (%) de alocação das amostras menores de *Clyomys* com base nas distâncias de Mahalanobis em 1000 interações de *bootstrap*.

Amostras grandes	Amostras pequenas		
	MG	MT	PY
DF	25,6	0	19,1
PNE	0	1	5,4
MS	0	98,7	0,4
SP	74,4	0,3	75,1

Tanto a ANOVA quanto a Análise Discriminante Independente-do-Tamanho evidenciaram a formação de dois conjuntos distintos de amostras geográficas. O primeiro conjunto é composto por amostras do DF e de SP,

apresentando na maioria das vezes as maiores médias e os maiores valores relativos para os caracteres medidos. O segundo conjunto é formado por amostras do MS e do PNE, que em contraste com o primeiro apresenta as menores médias e os menores valores relativos para a maioria dos caracteres.

## **3.2. Diferenciação Qualitativa**

### **3.2.1. Crânio**

Entre as classes etárias o caráter alcance da margem anterior da fossa mesopterigóidea não parece ter relação com a idade (Tab. 10). As condições do caráter ocorrem em freqüências semelhantes dentro de cada classe, com exceção da classe 5, que não apresentou a condição alcance até a metade do M3, e da classe 8, que não apresentou as condições para após o hipoflexo do M2.

O maior desenvolvimento da crista supraorbital foi verificado com maior freqüência em indivíduos mais velhos, ocorrendo entre 50 %, e 66,7% das vezes nas classes etárias entre 6 a 8.

Para o caráter forma do forame incisivo, as condições 'ovalado' e 'alongado' ocorreram com maior freqüência em todas as idades. Não foram observadas as condições 'forma de ânfora' e 'losângico' na classe etária 5, e, incluindo estas duas, a forma "alongada" na classe 8. O tamanho amostral nas classes 5 e 8, cada uma com 10 indivíduos, pode ter influenciado na freqüência de distribuição das condições como verificadas nas classes 6 e 7, que contavam com 30 e 21 indivíduos, respectivamente (veja Tab. 10 para um resumo dos resultados).

Entre as amostras geográficas, os caracteres observados não apresentaram qualquer condição que fosse exclusiva para determinada amostra ou que se apresentasse num padrão clinal. A condição alcance da margem anterior da fossa mesoptergóidea 'até o hipoflexo do M2' ocorreu com maior frequência em todas as amostras, inclusive no espécime-tipo de *Clyomys laticeps* (Fig. 11), seguida pela condição 'após o hipoflexo e antes da margem anterior de M2'.

A frequência de cristas moderadamente ou bem desenvolvidas ocorreu em mais de 80% na maioria das amostras geográficas, com exceção da amostra do PNE, que apresentou uma frequência de 53,3%.

Nas amostras geográficas melhor representadas (DF, MS, PNE e SP) os indivíduos apresentaram quase todas as condições da forma do forame incisivo, com exceção da forma de ânfora para os indivíduos do DF e MS, e da forma losângica para os indivíduos do PNE e SP.

As frequências das condições dos caracteres Desenvolvimento da Crista Supraorbital e Forma do Forame Incisivo nos indivíduos do PNE poderiam ter se igualado às das outras amostras grandes (DF, MS e SP), uma vez que estes caracteres não foram estudados em alguns exemplares desta amostra. O reduzido tamanho amostral de MG, MT e PY pode ter influenciado na frequência de distribuição das condições dos caracteres analisados, como foi verificado nos indivíduos das amostras do DF, MS, PNE e SP.



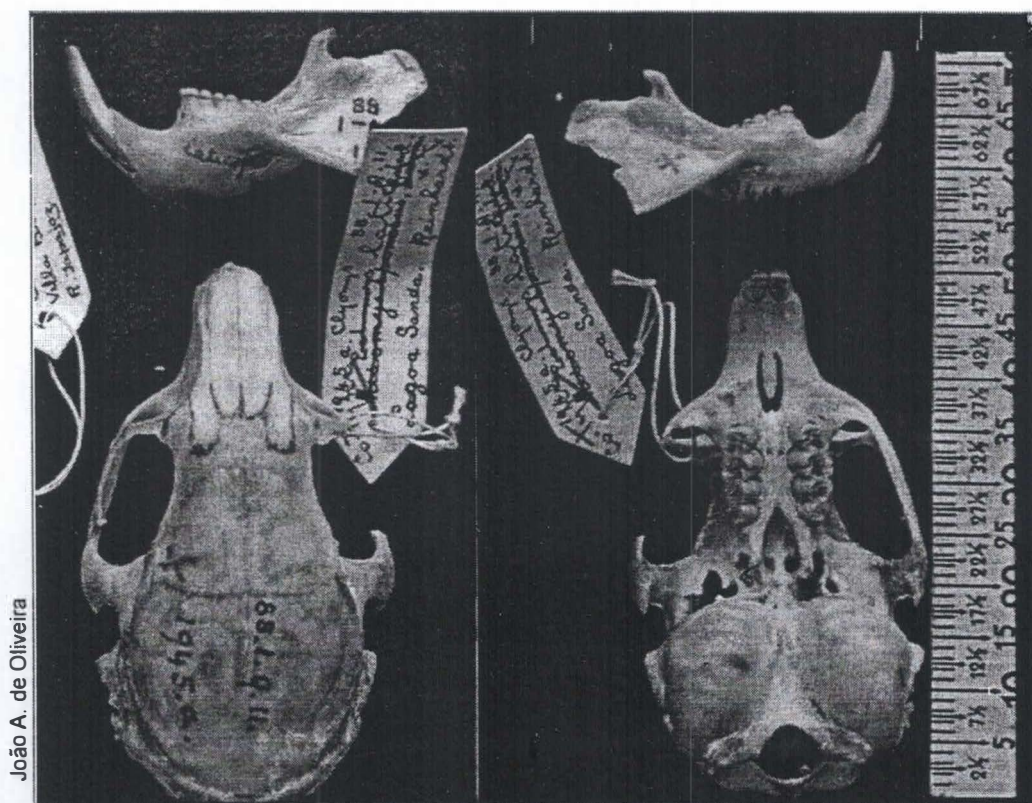


Figura 11. Vistas dorsal e ventral do crânio e vistas laterais da mandíbula do exemplar utilizado por Thomas (1909) para descrever a espécie *Clyomys laticeps* (B.M. 88.1.9.11), de Lagoa Santa, Minas Gerais.

Tabela 10. Frequência em percentual e alcance para os caracteres do crânio nas classes etárias de 5 a 8 e entre amostras geográficas. Leia metodologia para entendimento da ordem dos caracteres presentes em negrito na tabela. N = número de exemplares. \* = percentual de exemplares não verificados para este caráter.

Classes etárias 5 a 8 e UF, (N)		Alcance da margem anterior da Fossa Mesopterigóidea		Desenvolvimento da Crista Supraorbital	
Adultos por classe etária (amostras geográficas reunidas)	Classe 5 (10)	2 (80%) e 3 (20%)	Amplitude de Variação	Frequência	Amplitude de Variação
	Classe 6 (30)	1 (6,6%), 2 (66,7%) e 3 (26,7%)	1-3	2 (26,7%), 3 (63,3%) e * (10%)	2 e 3
	Classe 7 (21)	1 (4,8%), 2 (76,2%) e 3 (19%)	1-3	1 (19,05%), 2 (9,5%), 3 (66,7%) e* (4,8%)	1-3
	Classe 8 (10)	1 (20%) e 2 (80%)	1 e 2	1 (10%), 2 (30%), 3 (50%) e * (10%)	1-3
Amostras geográficas com 5 a 8	DF (6)	2 (66,7%) e 3 (33,3%)	2 e 3	2 (33,3%) e 3 (66,7%)	2 e 3
	MG (4)	2 (100%)	2	1 (25%), 2 (50%), 3 (25%).	1-3
	MS (17)	1 (5,9%), 2 (70,6%) e 3 (23,5%)	1 e 3	1 (5,9%), 2 (11,8%) e 3 (82,4%)	1-3
	MT (2)	2 (50%) e 3 (50%)	2 e 3	3 (100%)	3
	PNE (15)	1 (13,3%), 2 (66,7%) e 3 (20%)	1-3	1 (6,7%), 2 (20%), 3 (33,3%) e * (40%)	1-3
	PY (1)	3 (100%)	3	3 (100%)	3
	SP (26)	1 (7,7%), 2 (84,6%), 3 (7,7%)	1-3	1 (15,4%), 2 (30,8%) e 3 (53,8%)	1-3

Continuação da tabela 10.

Classes etárias 5 a 8 e UF, (N)		Forma do Forame Incisivo	
		Frequência	Amplitude de Variação
Adultos por classe etária (amostras geográficas reunidas)	Classe 5 ( 10)	1 (20%), 2 (10%), 3 (50%) e * (20%)	1-3
	Classe 6 ( 30)	1 (33,3%), 2 (26,7%), 3 (16,7%), 4 (6,7%), 5 (6,7%) e * (10%)	1-5
	Classe 7 (21)	1 (33,3%), 2 (38,1%), 3 (9,5%), 4 (4,8%) e 5 (14,3)	1-5
	Classe 8 (10)	1 (60%) e 3 (40%)	1 e 3
Amostras geográficas com as classes etárias 5 a 8	DF (6)	1 (16,7%), 2 (16,7%), 3 (50%) e 5 (16,7%)	1-3 e 5
	MG (4)	2 (100%)	2
	MS (17)	1 (23,5%), 2 (11,8%), 3 (47,1%) e 5 (17,6%)	1-3 e 5
	MT (2)	3 (50%) e 5 (50%)	3 e 5
	PNE (15)	1 (40%), 2 (6,7%), 3 (6,7%), 4 (13,3%) e * (33,3%)	1-4
	PY (1)	2 (100%)	2
	SP (26)	1 (53,8%), 2 (30,8%), 3 (7,7%) e 4 (7,7%)	1-4



### 3.2.2. Morfologia Fállica

Foram analisadas 14 glândes (3 DF, 3 MS, 3 PNE, 4 SP e 1 PY) e 13 báculos (2 DF, 3 MS, 3 PNE, 5 SP e PY 1), sendo dois exemplares de São Paulo da localidade-tipo de *Clyomys bishopi* (Itapetininga) e o exemplar do Paraguai proveniente das proximidades da localidade-tipo de *C. laticeps whartoni* (Floresta de Yugarete, Departamento de San Pedro).

#### **Glande**

A glânde de *Clyomys* assemelha-se à de *Proechimys* descrita por Hooper (1961), sendo a porção distal na superfície dorsal mais alta e ligeiramente encurvada ventralmente. A forma básica é cilíndrica, longa e reta (alguns exemplares apresentaram uma leve inflexão mediana no eixo transversal), sendo presente em algumas glândes uma pequena saliência em forma de bojo na região do sáculo intromitente. Alguns exemplares observados possuem pregas longitudinais, que dão um aspecto de longas estrias nas superfícies ventral e dorsal (Fig. 12). A não observação dessas pregas longitudinais em alguns exemplares pode ser devida à desidratação após a morte do animal, pois a maioria das glândes foi retirada de espécimes taxidermizados ou fixados e preservados em formol a 10%.

A seguir é descrita a glânde do espécime APC 599, proveniente do Parque Nacional das Emas, cuja morfologia é comum a todos os exemplares observados (com comentários acerca de algumas poucas diferenças observadas): Forma básica é longa, cilíndrica, com o dorso e as laterais retos. A abertura da uretra localiza-se na parte apical da glânde, ventralmente ao corpo cavernoso, entre 'lábios' não espinhosos, sendo a sua parede dorsal um pouco mais alta do que a



ventral. Na superfície externa ventral à uretra, dorsal do sáculo intromitente, expande-se distalmente uma projeção carnosa reniforme, achatada lateralmente e sem espinhos, cujo comprimento alcança a ponta da parede dorsal da uretra. A epiderme externa da glândula é coberta por espinhos simples, pequenos e pontudos, espalhados uniformemente por toda sua superfície externa, excetuando-se a abertura da uretra e a projeção carnosa reniforme. Pregas longitudinais pouco profundas surgem na superfície dorsal e convergem suavemente, sem se tocarem, em direção ao ápice da glândula. Na extremidade distal da superfície dorsal existe uma suave bifurcação da epiderme que forma uma pequena depressão mediana na maioria dos exemplares analisados, e que expande-se ventralmente envolvendo a uretra e, algumas vezes, a projeção carnosa descrita acima. Alguns exemplares possuem uma linha mediana, completa ou incompleta, na região do ventre. O sáculo intromitente (Fig. 13) abre-se distalmente a  $2/3$  do comprimento da glândula, limitando o ápice da glândula, que ocupa o outro  $1/3$ . As paredes do sáculo apresentam um par de pregas longitudinais localizadas dorso-lateralmente. Toda a superfície do sáculo intromitente, exceto a dorsal, é coberta por espinhos iguais aos da superfície externa, sendo suas paredes uma continuação da superfície externa da glândula. Não há projeções na base do sáculo. A parede dorsal do sáculo, ventral à uretra, é lisa e sem espinhos, continuando assim até a projeção carnosa ventral à uretra.

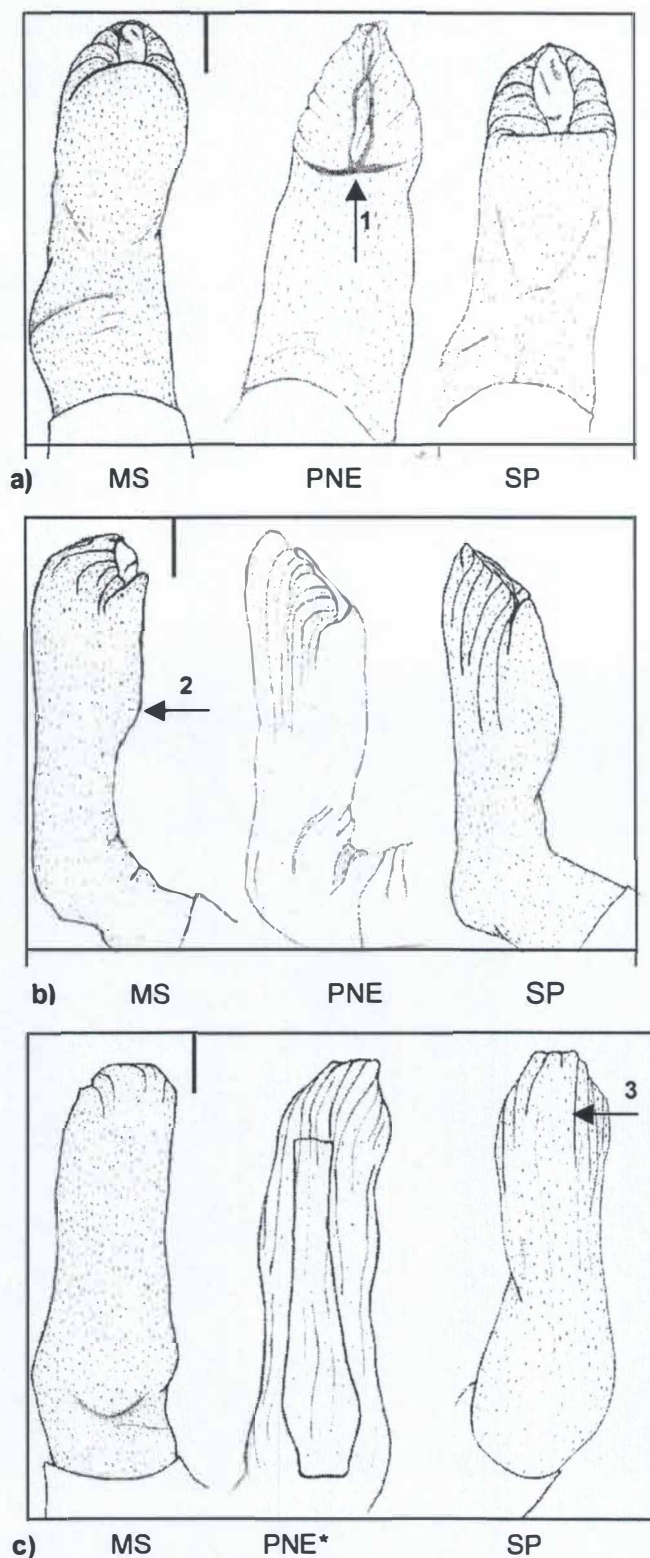


Figura 12. Glandes de exemplares das amostras MS, PNE e SP, expostas em vistas **a)** ventral (LBCE 1912, APC 633 e IT 03), **b)** lateral (LBCE 1912, APC 599 e IT 051) e **c)** dorsal (LBCE 1912, APC 588 e IT 031). As setas indicam: **1)** abertura do sáculo intromitente, **2)** a saliência em forma de bojo do sáculo intromitente, e **3)** as estrias dorsais. \* Exemplar diafanizado evidenciando o báculo. Barra = 1 mm.

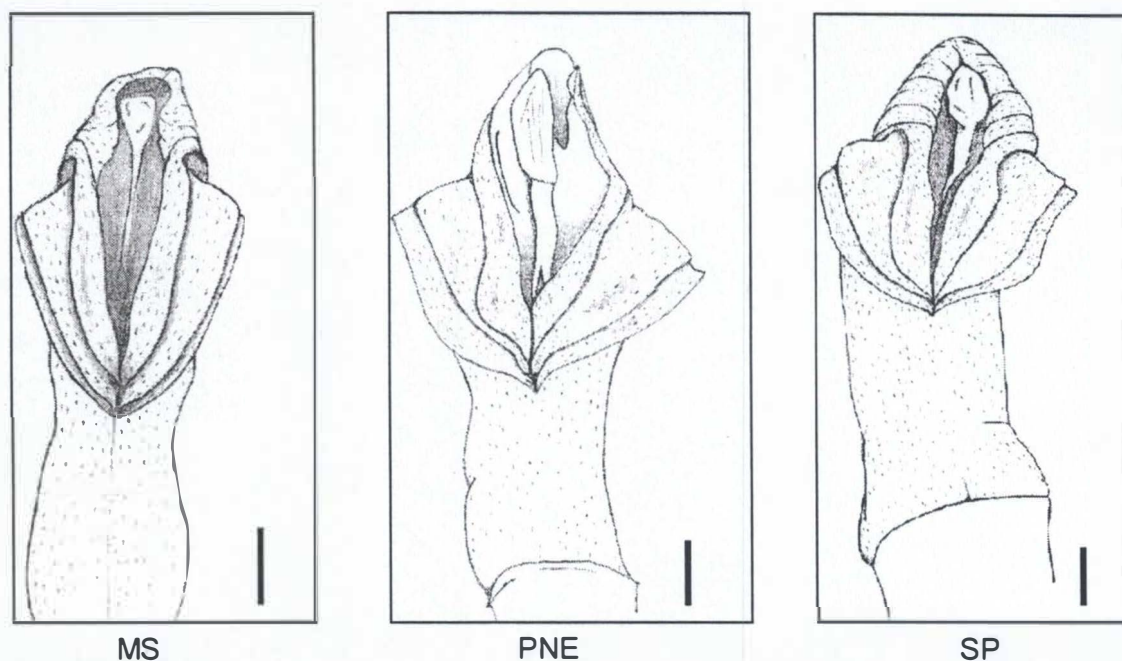


Figura 13. Vista das glândes de exemplares do MS (LBCE 1910), PNE (APC 599) e SP (IT 051) com incisão mediana na região ventral mostrando a estrutura interna do sáculo intromitente. O desenho da glânde dos exemplares do Distrito Federal não foi feito porque, apesar de ter sido possível a observação da morfologia, esta estrutura estava muito deteriorada nos exemplares observados. Barra = 1 mm.

### ***Báculo***

Todos os báculos analisados apresentaram uma estrutura simples, sem cartilagem na porção distal, com a forma alongada e estreita. A forma do báculo pode ser ligeiramente convexa em vista dorsal e côncava ventralmente no 1/3 proximal. As médias de comprimento total (Tab. 11) variaram da menor para a maior na ordem de 0,7 mm (12%). A forma das extremidades distal e proximal foi variável entre localidades (Fig. 14). Os exemplares da região do Distrito Federal apresentaram a haste reta a ligeiramente convexa dorsalmente no terço proximal, com inflexão no meio ou no terço proximal. A extremidade proximal é côncava ventralmente, larga e franjada, continuando ou não com a curvatura dorso-ventral, que pode ser acentuada. A extremidade distal aparece reta e redonda ou com uma depressão mediana. Os exemplares do Mato Grosso do Sul apresentam a haste variando de reta a ligeiramente convexa dorsalmente no terço proximal, possuindo uma inflexão no meio. A extremidade proximal é larga e côncava ventralmente, possuindo a projeção dorso-ventral contínua à borda. A extremidade distal é reta a ligeiramente côncava, possuindo uma depressão mediana suave ou acentuada, formando suaves asas apicais. Nos exemplares do Parque Nacional das Emas a haste apresenta-se reta, com uma curvatura lateral para a esquerda, que foi observada apenas suavemente nos exemplares do MS, possuindo uma inflexão no meio. A extremidade proximal é reta a ligeiramente côncava ventralmente e possui a borda quadrada, a extremidade distal é reta e redonda a suavemente pontuda no eixo medial. Finalmente, nos exemplares de São Paulo o báculo apresenta a haste reta, com inflexão no meio. A extremidade proximal é larga, quadrada, côncava ventralmente e possui uma acentuada



projeção da curvatura dorso-ventral, exceto em um exemplar, que é jovem. A extremidade distal é reta e possui uma depressão mediana, que pode ser acentuada ou não, formado asas apicais pouco desenvolvidas. O exemplar do Paraguai estava quebrado, faltando-lhe o terço proximal, mas apresentava a haste reta nos dois terços finais, uma ligeira inflexão no meio e a extremidade distal reta e com margem arredondada, de forma semelhante à de alguns exemplares do PNE.

Tabela 11. Média e alcance das medidas (em milímetros) dos bâculos de *Clyomys laticeps* (DF, MS, PNE) e *C. bishopi* (SP) observados no presente estudo. Veja Material e Métodos para o entendimento das abreviações das variáveis medidas.

Espécie/Variáveis		Comprimento Total	Largura da Base	Maior Largura Proximal	Maior Largura Distal
<i>C. laticeps</i> <i>n</i> = 9	DF <i>n</i> = 2	6,1 (5,9 - 6,2)	1,5 (1,5 - 1,5)	1,6 (1,5 - 1,6)	0,8 (0,7 - 1,0)
	MS = 3	5,3 (5,2 - 5,4)	1,0 (0,7 - 1,3)	1,5 (1,4 - 1,7)	0,9 (0,9 - 0,9)
	PNE <i>n</i> = 3	5,9 (5,5 - 6,4)	0,9 (0,8 - 1,0)	1,1 (1,0 - 1,2)	0,6 (0,5 - 0,6)
	PY = 1	-	-		0,7
<i>C. bishopi</i> <i>n</i> = 5		5,6 (4,9 - 6,1)	1,3 (0,8 - 1,7)	1,2 (0,8 - 2,0)	0,7 (0,6 - 0,9)

Os exemplares do PNE foram os únicos que não apresentaram uma projeção dorso-ventral acentuada na extremidade proximal ou depressão mediana na extremidade distal. Os exemplares do DF apresentaram como característica mais conspícua a borda da extremidade proximal franjada; por sua vez, os exemplares do MS apresentaram a borda da extremidade proximal contínua à curvatura dorso-ventral, e os de SP uma acentuada projeção da curvatura dorso-ventral na extremidade proximal. Os exemplares de MS e SP ainda apresentaram na extremidade distal uma peculiar depressão mediana acentuada, enquanto nos exemplares do DF esta foi suave (Tab. 12).

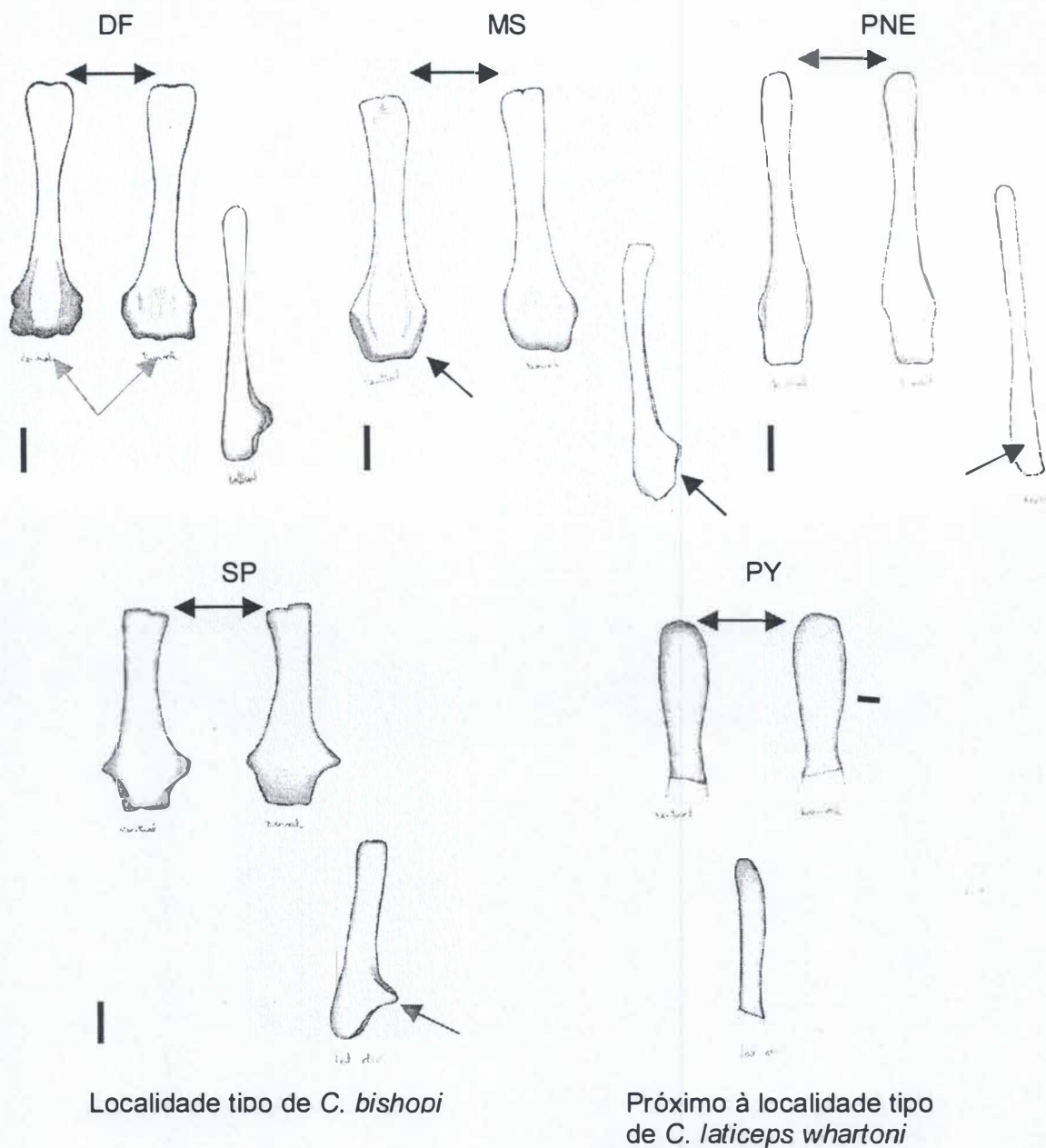


Figura. 14. Morfologia dos bâculos dos exemplares do DF (MN 33486), MS (LBCE 1910), PNE (APC 633), PY (TK 61847) e SP (USP 26765) em vistas ventral, dorsal e lateral direita, respectivamente, com as características mais conspícuas para cada amostra geográfica indicadas pelas setas. Barra = 1 mm.

Tabela 12. Características qualitativas da morfologia dos báculos em cada amostra geográfica de *Clyomys*.

Forma/ Localidade	Curvatura da haste em vista lateral	Extremidade proximal *	Extremidade distal *
Distrito Federal (DF)	Reta	Larga, côncava e franjada	Reta, com forma arredondada ou com suave depressão mediana
Mato Grosso do Sul (MS)	Reta	Larga, quadrada e côncava, com a borda continuando com a projeção dorso-ventral	Reta, ligeiramente côncava e com depressão mediana suave ou acentuada
Parque Nacional das Emas (PNE)	Reta e ligeiramente curvada para a esquerda	Quadrada e reta a ligeiramente côncava	Reta com forma variando de quadrada, redonda a pontuda medialmente
Paraguai (PY)	Reta	NÃO OBSERVADA	Reta, com forma arredondada
São Paulo (SP)	Reta	Larga, quadrada, côncava, com curvatura dorso-ventral bastante acentuada	Reta e com depressão mediana suave ou acentuada

\* Forma e desenho.

### 3.2.3. Morfologia Externa

#### ***Padrão de Coloração da Pelagem***

Os padrões de coloração gerais da pelagem dos exemplares observados não obedecem a um padrão geográfico clinal, nem estão relacionados com as formas nominais de *Clyomys*, porém são predominantemente concordantes com os agrupamentos geográficos. A coloração da região basal dos pêlos aristiformes e dos setiformes varia de esbranquiçada a acinzentada, escurecendo distalmente até ser interrompida por uma banda mais clara na região subapical. A coloração desta banda subapical nos dois tipos de pêlos é sempre similar no mesmo indivíduo. Alguns pêlos aristiformes não possuem a região subapical colorida e se encontram distribuídos de maneira uniforme entre pêlos bandeados, enquanto outros pêlos aristiformes não possuem uma ponta escura após a região subapical, possivelmente devido à quebra ou desgaste, como visto em *Proechimys* por Moojen (1948). A região do ventre é coberta por pêlos brancos, sem uma distinção clara com a coloração das laterais do corpo, podendo apresentar algumas ou muitas manchas que variam de cor (de cinza agrisalhada ao mesmo padrão de coloração do dorso ou laterais do corpo) e distribuição conforme o indivíduo.

O padrão de coloração geral do dorso dos exemplares da amostra DF é marrom-claro, variando de alaranjado-claro a alaranjado-escuro, com um tom agrisalhado de preto e alaranjado bem suave. Esta coloração torna-se gradativamente mais clara nas laterais do corpo. As cores da região subapical dos pêlos dorsais variam de "Ochraceous-Orange" a "Cinnamon", enquanto nos pêlos laterais apresentam-se de "Light Cadmium" a "Cinnamon-Buff" (Apêndice II). A região ventral pode apresentar manchas cinza-claro agrisalhadas ou da



mesma coloração que o dorso, espalhadas pelas regiões gular, axilar ou mediana, ou, ainda, por quase todo o ventre.

Os exemplares da amostra MG apresentam o padrão geral de coloração do dorso predominantemente ruivo (marrom-claro alaranjado) com pêlos pretos proporcionando um suave padrão agrisalhado. As laterais apresentam-se um pouco mais claras do que o dorso. As cores da região subapical dos pêlos dorsais variam de "Buckthorn Brown" a "Ochraceous Tawny", enquanto nos pêlos laterais variam de "Apricot Yellow" a "Ochraceous-Buff". O ventre pode apresentar manchas acinzentadas nas regiões gular e mediana no espécime MN 24144, mas outros exemplares de MG não apresentaram manchas ventrais (ZUEC 1632 e MAM 49 UFMG).

Os exemplares da amostra MS apresentam coloração geral cinzento-amarelada, com um padrão agrisalhado bem nítido de pêlos pretos e amarelos (Fig. 15a). A coloração das laterais do corpo dos exemplares é um pouco mais clara do que o dorso. As cores da região subapical dos pêlos do dorso variam de "Light Ochraceous-Buff" a "Tawny-Olive", ao passo que os pêlos laterais variam de "Maize Yellow" a "Ochraceous-Buff". O ventre apresenta-se com ou sem manchas (acinzentadas), que podem ser contínuas no meio da barriga com a coloração das laterais ou estar presentes nas partes internas das coxas ou no pescoço (região gular).

Os dois únicos exemplares do MT observados neste estudo apresentam uma coloração geral cinzento-amarelada, com um agrisalhado menos nítido e com amarelo mais pálido do que nos exemplares de MS. As laterais do corpo também são mais claras do que o dorso. As cores da região subapical dos pêlos dos dois exemplares são "Buff-Yellow" e "Apricot Yellow" (MN 24147) e

“Cinnamon Buff” e “Buff Yellow” (MN 31524) para os pêlos das regiões dorsal e lateral, respectivamente. O ventre pode apresentar manchas acinzentadas e rajadas na região gular (MN 31524).

Os exemplares da amostra PNE apresentam coloração geral marrom-alaranjada, com um padrão agrisalhado sutil de pêlos pretos e alaranjados (Fig. 15b). A coloração desses exemplares é de um tom ferrugíneo mais escuro que o dos exemplares das amostras DF e MG, enquanto é semelhante a dos exemplares do PY (veja descrição destes no parágrafo abaixo). As cores da região subapical dos pêlos do dorso podem variar de “Dresden Brown” a “Tawny-Olive”, enquanto os pêlos laterais variam de “Light Ochraceous-Buff” a “Tawny-Olive”. Os exemplares podem apresentar manchas, acinzentadas ou da mesma cor que o dorso, espalhadas por todo o ventre ou somente nas partes internas da coxa ou no meio da barriga.

Os exemplares do PY apresentam coloração geral marrom-alaranjada (ferrugíneo) como nos exemplares de PNE, apresentando, contudo, um agrisalhado de pêlos pretos e alaranjados mais nítido no meio das costas ou na região lombar. A coloração também torna-se mais clara lateralmente, em um marrom-alaranjado mais pálido. As cores da região subapical dos pêlos do dorso podem variar de “Ochraceous-Buff” a “Cinnamon”, ao passo que os pêlos laterais são “Ochraceous-Buff” ou “Vinaceous-Cinnamon” (TK 61843). O espécime-tipo de *C. laticeps whartoni* (MN 33503) apresentou as cores “Ochraceous Tawny” e “Apricot Yellow” para a região subapical dos pêlos dorsais e laterais, respectivamente. O ventre pode apresentar manchas, cinzentas a cinza-acastanhadas, nas regiões gular, mediana e axilar ou por todo o ventre, muitas contínuas às laterais do corpo.

Os exemplares da amostra SP apresentam coloração geral variando do castanho com agrisalhado nítido de cinza-escuro e laranja ao cinzento-amarelado agrisalhado nítido de preto com amarelo (as pontas amareladas nos exemplares de SP são mais estreitas que nos indivíduos do MS). A coloração das laterais do corpo é mais clara do que o dorso. O ventre pode ser com ou sem manchas (cinzas e rajadas ou da cor do dorso), as quais podem surgir nas regiões gular e/ou médio-ventral, bem como por quase todo o ventre (principalmente nos espécimes-tipo de *C. bishopi*). As cores da região subapical dos pêlos do dorso variam de "Ochraceous-Buff" a "Clay Color", enquanto os pêlos laterais variam de "Buff-Yellow" a "Ochraceous-Buff". Os espécimes-tipo de *C. bishopi*, que são provenientes de Itapetininga, apresentaram também as cores "Cinnamon" e "Pinkish Cinnamon" para os pêlos dorsais e "Pinkish Buff" para os laterais.

O único exemplar da Bahia (UnB 1624) apresenta coloração semelhante a dos exemplares das amostras SP, MS e MT. A coloração geral é castanho-amarelada com um padrão agrisalhado bem nítido de cinza-escuro e amarelo-claro, tornado-se mais pálida lateralmente. O ventre possui somente uma mancha acinzentada na região gular. As cores da região subapical nos pêlos da região dorsal variaram entre "Clay Color" e "Buckthorn Brown", enquanto nas laterais variaram entre "Pale Lemon Yellow" e "Pale Ochraceous-Buff".

Vale ressaltar que a maioria das amostras é composta por exemplares coletados há mais de 10 anos, com exceção dos exemplares das amostras PNE, PY (excluindo o espécime-tipo de *C. laticeps whartoni*) e de alguns espécimes de Itirapina (amostra SP). Portanto, é possível que tons mais vibrantes de amarelo, laranja ou vermelho, ou mais fortes de marrom ou preto, possam ter se esmaecido com o tempo.



a)



Cibele Bonvicino

b)



Paula H. Valdujo

c)



Ricardo J. Sawaya

© Ricardo J. Sawaya

Figura 15. Representantes de *Clyomys* das amostras: **a)** MS, de Corumbá, **b)** PNE, Parque Nacional das Emas, e **c)** SP, de Itirapina.



### ***Medidas Externas***

A comparação entre as médias obtidas das medidas corporais registradas nas etiquetas originais foi realizada no intuito de comparar as médias populacionais com aquelas registradas na literatura. Essas medidas são provenientes de diversas fontes e provavelmente foram tomadas através de diferentes métodos e condições, de forma que as comparações realizadas com estes dados devem ser interpretadas com cautela. As medidas de comprimento de pé (sem unha) para alguns exemplares da amostra SP (MN 43071, MN 43072 e MN 43074) foram excluídas porque estavam extremamente fora de proporção, com os valores de 12 a 15 mm para o comprimento do pé de um adulto.

As médias de comprimento de corpo, comprimento total e peso para a amostra DF foram maiores do que as da amostra SP e, apesar do reduzido número amostral, os indivíduos da amostra MG apresentaram medidas que se sobrepõem ou são maiores que as de SP (Tab. 13). As amostras MT, PNE e MS apresentaram as menores médias de comprimento do corpo e peso. O comprimento da cauda na amostra do PNE parece ser o maior entre todas as amostras, contribuindo assim para os maiores valores de comprimento total nesta amostra em relação aos indivíduos das amostras SP e DF, que são por outro lado visivelmente maiores no comprimento do corpo.

Tabela 13. Médias e intervalo de variação (máx.-mín.) das medidas de comprimento externas (em mm) de exemplares adultos *Clyomys* por amostra populacional. Total= cabeça, corpo e cauda. Peso em gramas.

Medidas/ Localidade	Total	Cabeça- corpo	Cauda	Pé s/ unha	Pé c/ unha	Orelha interna	Peso
Distrito Federal (DF)	266 N = 1	268,25 (245-295) N = 4	77,2 (75-81) N = 5	-	34,4 (32-37) N = 5	17,6 (15-20) N = 5	277,4 (231-284) N = 5
Minas Gerais <sup>1</sup> (MG)	-	200 N = 1	72 N = 1	29 N = 1	-	-	-
Minas Gerais (MG)	-	176 210 N = 1	63 N = 1	-	34 38 N = 2	20 20 N = 2	300 N = 1
Mato Grosso do Sul (MS)	-	190,5 (150-260) N = 7	72,63 (62-78) N = 8	26,2 (23-28) N = 5	32,5 (28-37) N = 8	17,86 (13-20) N = 7	222,4 (210-232) N = 5
Mato Grosso <sup>2</sup> (MT)	-	175,71 (165-180) N = 7	68,75 (48-87) N = 4	30,71 (27-33) N = 7	-	18,75 (17,5-20) N = 2	208 (166-250) N = 2
Parque Nacional das Emas (PNE)	259 (180-291) N = 10	183,62 (168-205) N = 17	79,46 (52-92,5) N = 14	29,59 (26-34) N = 17	34,45 (33-37) N = 10	19,4 (18-21) N = 10	230,44 (180-285) N = 16
Paraguai <sup>3</sup> (PY)	-	190 107* N = 2	69 75 N = 2	-	36 21* N = 2	16 N = 1	-
São Paulo (SP <sup>4</sup> )	-	195 (185-210) N = 5	76,6 (70-83) N = 5	-	31,6 (30-33) N = 5	20,4 (20-22) N = 5	-
São Paulo (SP)	246,6 (190-290) N = 7	196,67 (150-230) N = 14	74,11 (53,2-85) N = 22	30,58 (29-32) N = 9	33,81 (26-39) N = 22	19,20 (13-24) N = 22	264,63 (158-334) N = 8

1. Medidas do espécime-tipo de *Clyomys laticeps* retiradas de Thomas (1909); 2. Medidas de seis exemplares retiradas de Bishop (1974); 3. Medidas dos espécimes-tipo de *C. laticeps whartoni* retiradas de Moojen (1952); 4. Espécimes-tipo de *C. bishopi*.

\* Segundo Bishop (1974), estas medidas para o parátipo de *C. laticeps whartoni* podem estar incorretas por discordarem em proporções com as medidas dos outros exemplares adultos observados, como é evidente também nesta tabela.

#### 4. DISCUSSÃO

No presente estudo a variação morfológica representada nas amostras de *Clyomys* foi estudada no sentido da identificação de possíveis unidades evolutivas independentes. Hipóteses anteriores de diferenciação no gênero haviam sido formalizadas com base em caracteres morfológicos, apesar de invariavelmente sobre amostras restritas.

Moojen (1952) descreveu a subespécie *C. laticeps whartoni*, restrita às populações do Paraguai, com base em dois exemplares, definindo a presença de manchas cinzas no ventre, o maior tamanho da bula timpânica e o menor comprimento do palato como caracteres diagnósticos. O presente trabalho não detectou qualquer caráter morfológico que distinguisse os exemplares da amostra PY (Paraguai) das demais amostras, principalmente porque o reduzido número amostral não permitiu maiores avaliações.

Avila-Pires e Wutke (1981), com base nas observações de Bishop (1974), descreveram *Clyomys bishopi* de Itapetininga, SP, e o distinguiram de *C. laticeps* pelo predomínio do amarelo na coloração dorsal e pelo maior tamanho nas dimensões do crânio e do corpo. Bishop (1974), contudo, sugeriu que a designação de um novo táxon deveria ser procedida do estudo de amostras provenientes da amplitude geográfica de *C. laticeps*. A observação de populações intermediárias possibilita acessar a variabilidade morfológica da espécie, uma vez que quanto maior a distância entre duas populações menor é o fluxo gênico entre elas e, portanto, maior será a possibilidade de diferirem em certo número de características em função de representarem extremos na distribuição (MAYR, 1977).

O principal critério utilizado por Avila-Pires e Wutke (1981) para nomear a espécie *C. bishopi*, restrita aos cerrados de São Paulo, seria o seu maior tamanho. Estes autores não encontraram sobreposição nas medidas de Comprimento da Série Molar Superior, Comprimento do Palatal e Largura da Caixa Craniana em comparação com *C. laticeps*, que estaria distribuído no restante da extensão geográfica do gênero. O procedimento de análise de variância univariada (ANOVA) mostrou que a amostra DF apresentou médias maiores do que a amostra SP para a maioria dos caracteres cranianos e que, ainda, para a maioria destes caracteres não havia diferença estatística, inclusive para os caracteres citados como diagnósticos. As amostras MS ou PNE também não diferiram estatisticamente de SP em vários caracteres. No procedimento de análise discriminante independente-do-tamanho as amostras DF e SP formaram um grupo coeso, quando comparados com as outras amostras grandes. Portanto, as populações presentes no Estado de São Paulo não constituiriam uma unidade morfológica distinta das populações do DF e de MG como proposto por Avila-Pires & Wutke (1981), seja em relação ao tamanho (ANOVA) ou em relação à forma (análise discriminante independente-do-tamanho). Entretanto, uma estruturação morfométrica e geográfica é observada, onde as amostras DF, MG e SP formam um grupo a leste, enquanto MS, MT e PNE formam um grupo a oeste, sendo que estes grupos são separados por moderadas distâncias de Mahalanobis.

Os dados da morfologia do báculo em *Clyomys* não foram concordantes com os resultados da variabilidade craniométrica, revelando-se uma distinta morfologia para cada amostra geográfica em que foi possível examinar esta estrutura. Contudo, o tamanho e a morfologia da glândula são semelhantes entre



as amostras. Os dados de morfologia do báculo foram concordantes em parte com a variabilidade cariotípica revelada entre algumas populações assinaladas a *C. laticeps* e a *C. bishopi* (Tab.1).

A heterogeneidade cariotípica é amplamente documentada para espécies semifossoriais ou fossoriais (e.g., *Thomomys umbrinus* em HAFNER *et al.*, 1987; *Ctenomys perrensi* em GARCIA *et al.*, 2000; *Ctenomys minutus*, FREITAS, 1997; *Spalax ehrembergi* NEVO *et al.*, 1990; *Geomys attwateri*, WILLIAMS & CAMERON, 1991; *Geomys breviceps*, SULENTICH *et al.*, 1991), sendo inferida algumas vezes como consequência da estruturação das populações imposta pelo hábito especialista (REIG *et al.*, 1990). Espécies com hábitos fossoriais muitas vezes estão condicionadas ao tipo de solo em que vivem (REIG *et al.*, 1990), uma vez que adaptações morfológicas à escavação são limitadas (LESSA & THAELE JR., 1989; LESSA, 1990). No Parque Nacional das Emas indivíduos de *Clyomys* foram visualizados ou coletados somente em áreas onde o solo tinha textura Arenosa ou Média (intermediária entre arenoso-argiloso) (veja REATTO *et al.* 1998 para classificação dos solos no Cerrado), como visto, por exemplo, nas espécies semifossoriais *Geomys breviceps* (SULENTICH *et al.*, 1991) e *Cratogeomys castanops* (DAVIDOW-HENRY *et al.*, 1989). Registros na literatura indicam que *Clyomys* ocorre quase exclusivamente em áreas de formações abertas do Cerrado, como campos (Fig. 16) e cerrado *sensu stricto* (AVILA-PIRES & WUTKE, 1981; BISHOP, 1974; LACHER & ALHO, 1989; MOOJEN, 1952; RODRIGUES *et al.*, *subm.*; VIEIRA, 1989; 1997), sendo numa comunidade de pequenos mamíferos a espécie mais residente na área de estudo (*C. bishopi* em Itirapina, São Paulo), apresentando a maior média de persistência em meses (VIEIRA, 1997). No Parque Nacional das Emas um mesmo indivíduo de *Clyomys*

foi recapturado respectivamente 3 e 6 meses depois da primeira captura em uma grade de cerca de 400 m<sup>2</sup> e 100 (10 x 10) armadilhas (obs. pes.).



Fig. 16. Ponto de coleta de um exemplar de *Clyomys* no Parque Nacional as Emas, Goiás. Fisionomia de "campo sujo" com predominância de capim-flecha (*Thistachya leiostachya*) e palmeirinhas (*Attalea geraensis*).

Diversas mudanças climáticas associadas à variação de temperatura e de umidade ocorreram na América do Sul durante o Quaternário (AB´SÁBER, 1977) e, associadas a estas, flutuações na composição e extensão de distribuição das fitofisionomias, influenciando na distribuição atual das espécies e populações (e.g., BEHLING & LICHTER, 1997; HAFFER, 1969). O último período glacial máximo (associado a um clima mais seco e frio) terminou há cerca de 12 mil anos (AB´SÁBER, 1977), após o qual um aumento gradual da temperatura e da umidade levou à expansão de vegetações florestais e à conseqüente retração dos campos e matas típicas de climas mais áridos. Entretanto, uma série de curtos períodos secos surgiu entre 5.000 - 1.500 anos atrás, levando à expansão e

posterior retração da vegetação de climas mais secos em diversas áreas no centro e no sul do Brasil (e.g., BARBERI *et al.* 2000; LEDRU *et al.*, 1996; SALGADO-LABOURIAU *et al.*, 1998; STEVAUX, 2000).

Considerando-se as restrições ecológicas de *Clyomys*, é provável também que as mudanças climáticas ocorridas durante o Pleistoceno-superior e início do Holoceno, principalmente o segundo episódio seco, possam ter influenciado profundamente na fragmentação de populações, resultando na variabilidade observada na morfologia do báculo e no cariótipo das populações atuais. É possível que esta variabilidade indique um passo inicial para a especiação, contudo a confirmação do isolamento reprodutivo entre formas cariotípicas distintas deve ser procedida ao menos de estudos dos padrões de bandas dos cariótipos (SESSIONS, 1996). Portanto, somente a coleta de amostras populacionais intermediárias ou estudos dos cariótipos com técnicas precisas de bandeamento poderiam confirmar se há um isolamento reprodutivo entre os diferentes cariomorfos (e.g., PATTON, 1990).

A variação no tamanho nos animais pode estar relacionada com a regularidade climática e com os fatores ambientais decorrentes (MAYR, 1977). O tamanho de um animal pode variar em função da temperatura (e.g., YOM-TOV, 1993) ou da disponibilidade de alimentos (e.g., PATTON & BRYLSKI, 1987). O Cerrado é um bioma formado por um mosaico de fisionomias vegetais como campos, cerrados, matas de galerias e matas semidecíduas, sendo marcado por uma forte sazonalidade climática na qual duas estações são bem definidas: uma seca e mais fria (geralmente de abril a setembro), e a outra de chuvas e mais quente (geralmente de outubro a março) (RIBEIRO & WALTER, 1998), que podem variar temporalmente de acordo com a localidade (CASTRO *et al.*, 1994). O



contraste entre as superfícies mais baixas (inferiores a 300m de altitude) e as mais altas (chapadas que ficam entre 900m e 1600m de altitude), juntamente com a extensa distribuição em latitude, conferem ao Cerrado uma diversificação térmica muito grande (RIBEIRO & WALTER, 1998). Durante o período da estação seca no Cerrado, recursos alimentares como frutas, folhas e insetos podem ser escassos (MARINHO-FILHO *et al.* 1997; OLIVEIRA 1998; RODRIGUES 1996). Uma vez que *Clyomys* ocorre em ambientes submetidos a forte sazonalidade climática, condição típica do bioma Cerrado, é possível que fatores como a temperatura e a disponibilidade de alimentos influenciem no tamanho médio dos indivíduos nas populações amostradas.

A coloração críptica de uma presa potencial é uma vantagem seletiva no sentido de dificultar predação (MAYR, 1977; MORSE, 1980; SHETTLEWORTH *et al.*, 1993). Krupa & Geluso (2000) observaram que a coloração dorsal de *Geomys bursarius* foi críptica com a cor da terra recém-escavada dos túneis em que vivem e concluiu que os indivíduos demandavam algum tempo escavando e retirando solo de dentro dos túneis e, portanto, a coloração dorsal devia ser tal que despistasse os predadores. Diversos autores têm comparado a coloração da pelagem do dorso de roedores semifossoriais à cor do solo dos lugares onde foram coletados (KRUPA & GELUSO, 2000; MORSE, 1980; PATTON 1990; WILLIAMS & BAKER, 1974; WILLIAMS & CAMERON, 1991). No Parque Nacional das Emas indivíduos de *Clyomys* foram observados entrando e saindo por extremidades distintas de alguns túneis escavados. Nestas extremidades foram verificadas as presenças de montes de terra escavados, em cima dos quais pode-se notar várias pegadas e arranhaduras de um animal de pés pequenos e unhas longas. É possível que a pressão de predação possa estar relacionada com o padrão de



coloração observado entre as amostras geográficas de *Clyomys*, no sentido de uma seleção em favor dos indivíduos cuja coloração dorsal seja menos contrastante com o ambiente ou o solo em que vivem.

Como discutido acima, existe uma série de fatores ecológicos e históricos que podem ter contribuído para a variabilidade apresentada na morfologia do báculo, no cariótipo, no tamanho e na coloração entre as populações analisadas. No entanto, a estruturação morfométrica e geográfica evidenciada pelas análises estatísticas compõe um panorama que pode estar relacionado com uma história biogeográfica mais antiga do que os eventos ocorridos no início do Holoceno.

Ledru *et al.* (1996) identificou que um período de clima frio e com aumento progressivo da umidade ocorreu em Salitre (região centro-oeste do Estado de Minas Gerais) entre 40.000-27.000 anos atrás, e verificou a presença de polens de *Araucária* sp. (árvore típica de climas mais frios) nos depósitos sedimentares estudados. Stevaux (2000) associou um longo período frio e seco entre 40.000-8.000 anos atrás para a região do alto rio Paraná, na divisa entre os Estados do Paraná e de São Paulo, e concluiu que o padrão de evolução paleoclimática dissimilar à de outras áreas do Sudeste do Brasil era devido provavelmente às altas altitudes destas áreas. É possível, portanto, que a estruturação morfométrica observada nas amostras DF, MG e SP, a leste, e nas amostras MS, MT e PNE, a oeste, tenha como base o isolamento destas duas unidades geográficas imposta pela expansão do clima mais frio e úmido, e vegetação associada.

As análises realizadas nesta dissertação refutaram a proposição de Avila-Pires e de Wutke (1981) de que *C. bishopi* seria uma espécie distinta de *C. laticeps*, tornando-se então seu sinônimo júnior. As mesmas análises

evidenciaram dois grupamentos morfométricos coesos, que podem no futuro ser confirmados como unidades taxonômicas distintas. Para que esta confirmação taxonômica ocorra é necessário que um maior número de exemplares provenientes de localidades pouco representadas até o momento e de amostras populacionais intermediárias sejam analisados, inclusive quanto aos padrões de bandeamento dos cariótipos e a diferenciação genética. Caso uma estruturação taxonômica seja confirmada para o agrupamento à oeste deverá ser proposto um novo nome específico, uma vez que à leste é onde se localizam as localidades-tipo de *C. laticeps* (Lagoa Santa, Estado de Minas Gerais) e *C. bishopi* (Itapetininga, Estado de São Paulo).

## 5. CONCLUSÕES GERAIS

1. Os critérios utilizados por Avila-Pires e Wutke (1981) para nomear *Clyomys bishopi* são contestáveis, uma vez que o maior tamanho do corpo e do crânio, bem como o padrão de coloração cinzento-amarelado, não são exclusivos das populações de São Paulo.
2. Não foi observado qualquer caráter morfológico que distinguisse a amostra do Paraguai como uma subespécie de *Clyomys laticeps* como proposto por Moojen (1952).
3. A variabilidade observada na morfologia do báculo e no cariótipo entre as populações atuais pode ser decorrente da fragmentação das populações ancestrais imposta pela história biogeográfica associada às restrições ecológicas impostas pela vida semifossorial.
4. O tamanho dos animais pode estar relacionado com os fatores climáticos, uma vez que *Clyomys* ocorre em ambientes abertos e submetidos a forte sazonalidade climática, condição típica do bioma Cerrado.
5. A coloração da pelagem em *Clyomys* pode estar relacionada com a pressão de predação, havendo seleção positiva daqueles indivíduos com coloração mais críptica com o ambiente.
6. A estruturação morfométrica de dois agrupamentos no leste (DF, MG e SP) – oeste (MS, MT e PNE) pode ser consequência do isolamento destas duas unidades geográficas imposta pela expansão do clima mais frio e úmido, e vegetação associada, entre 40.000-27.000 anos atrás.
7. Informações adicionais sobre os cariótipos e a diferenciação genética entre diferentes populações ao longo da amplitude geográfica do gênero poderão fornecer melhores subsídios para inferir sobre o status taxonômico das amostras populacionais do gênero *Clyomys*.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AB'SÁBER, A. N. 1977. Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul, por ocasião dos períodos glaciais quaternários. *Paleoclimas*, Universidade de São Paulo, 3: 1-19.
- ALHO, C. J. R. 1982. Brazilian Rodents: Their Habitats and Habits. In: *Mammalian Biology in South America*. Eds. Mares, M. A. and Genoways, Hugh H. Univ. Pittsburg. *Special Publication Pymatuning Laboratory of Ecology* (6): 143-166.
- ALHO, C. J. R., T. E. LACHER JR., Z.M.S. CAMPOS & H.C. GONÇALVES. 1988. Mamíferos da Fazenda Nhumirim, Sub-Região de Nhecolândia, Pantanal do Mato Grosso do Sul: levantamento preliminar de espécies. *Revista Brasileira de Biologia*, 48: 213-225.
- AMANTE, E. 1975. Prejuízos causados pelo roedor *Clyomys laticeps* (Echimyidae) em *Pinus* spp., em áreas reflorestadas de Sacramento, Minas Gerais. Resumos, 27<sup>o</sup> *Reunião Anual da Sociedade Brasileira para o Progresso da Ciência*, S. Paulo: 373-374.
- AVILA-PIRES, F. D. & M. R. C. WUTKE. 1981. Taxonomia e evolução de *Clyomys* Thomas, 1916 (Rodentia, Echimyidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 4 (3): 529-534.
- BARBERI, M., M. L. SALGADO-LABOURIAU & K. SUGUIO. 2000. Paleovegetation and Paleoclimate of "Vereda de Águas Emendadas", central Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 13: 241-254.
- BEHLING, H. & M. LICHTÉ. 1997. Evidence of dry and cold climatic conditions at glacial times in tropical Southeastern Brazil. *Quaternary Research*, 48: 348-358.
- BISHOP, I. R. 1974. An annotated list of caviomorph rodents collected in North-Eastern Mato Grosso Brazil. *Mammalia*, 38 (3): 489-502.
- BOOKSTEIN, F. L., B. CHERNOFF, R. ELDER, J. HUMPHRIES, G. SMITH & R. STRAUSS. 1985. *Morphometrics in evolutionary biology*. The academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia. Special Publication, 15. 277 pp.



- CARVALHO, C. T & R. A. BUENO. 1975. Animais causando danos em plantios (Mammalia, Rodentia). *Silvicultura*, São Paulo, 9: 39-46.
- CARVALHO, G. A. S. 1999. *Relações filogenéticas entre formas recentes e fósseis de Echimyidae (Rodentia: Hystricognathi) e aspectos da evolução da morfologia dentária*. Master thesis, Universidade Federal do Rio de Janeiro/ Museu Nacional. 305 pp.
- CARVALHO, G. A. S. 2000. Substitution of the deciduous premolar in *Chaetomys subspinosus* (Olfers, 1818) (Hystricognathi, Rodentia) and its taxonomic implications. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 65: 187-190.
- CASTRO, L. H. R., A. M. MOREIRA & E. D. ASSAD. 1994. Definição e regionalização dos padrões pluviométricos dos Cerrados brasileiros. Pp. 14-23. In: *Chuvras nos Cerrados: análise e espacialização*. Coord. E. D. Assad. EMBRAPA-CPAC/SPI, Brasília, DF. 423 pp.
- DAVIDOW-HENRY, B., J. K. JONES & R. R. HOLLANDER. 1989. *Cratogeomys castanops*. *Mammalian Species*, 338: 1-6.
- DEMPSTER, A. P., N. M. LAIRD & D. B. RUBIN. 1977. Maximum likelihood estimation from incomplete data via the EM algorithm. *Journal of the Royal Statistical Society*, B39: 1-38.
- DIDIER, R. 1962. Note sur l'os penien de quelques rongeurs de l'Amerique du Sud. *Mammalia*, 26 (3): 408-430.
- EMMONS, L. H & F. FEER. 1997. *Neotropical Rainforest Mammal. A field guide*. 2<sup>nd</sup> ed. The University Chicago Press. 307 pp.
- EMMONS, L. H & M. G. VUCETICH. 1998. The identity of Wing's *Lasiuromys villosus* and the description of a new genus of Echimyid rodent (Rodentia: Echimyidae). *American Museum Novitates*, 3223: 1-12.
- FREITAS, THALES R. O. 1997. Chromosome polymorphism in *Ctenomys minutus* (Rodentia- Octodontidae). *Brazilian Journal of Genetics*, 20 (1): 1-7.
- FUTUYMA, D. J. 1997. *Biologia evolutiva*. 2<sup>a</sup> ed. Ed. Sociedade Brasileira de Genética, Ribeirão Preto. 646 p.
- GARCIA, L., M. PONSÁ, J. EGOZCUE & M. GARCIA. 2000. Cytogenetic variation in *Ctenomys perrensi* (Rodentia, Octodontidae). *Biological Journal of the*

*Linnean Society*, 71: 615-624.

- HAFFER, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165 (3889): 131-137.
- HAFNER, M. S., J. C. HAFNER, J. L. PATTON & M. F. SMITH. 1987. Macrogeographic patterns of genetic differentiation in the Pocket Gopher *Thomomys umbrinus*. *Systematic Zoology*, 36 (1): 18-34.
- HOOPER, E. T. 1958. The male phallus in mice of the genus *Peromyscus*. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 105: 1-40.
- HOOPER, E. T. 1961. The glans penis in *Proechimys* and other caviomorph rodents. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, Univ. Michigan*, 623: 1- 18.
- HOOPER, E. T. & B. S. HART. 1962. A synopsis of recent North American microtine rodents. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 120: 1- 68.
- JOLICOEUR, P. 1963. The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics*, 19: 497-499.
- KRUPA, J. J. & K. N. GELUSO. 2000. Matching the color of excavated soil: cryptic coloration in the plains Pocket Gopher (*Geomys bursarius*). *Journal of Mammalogy*, 81 (1): 86-96.
- LACHER JR., T. E. & C. J. R. ALHO. 1989. Microhabitat use among small mammals in the Brazilian Pantanal. *Journal of Mammalogy*, 70 (2): 396-401.
- LARA, M. C., J. L. PATTON & M. N. F. DA SILVA. 1996. The simultaneous diversification of South American Echimid rodents (Hystricognathi) based on complete Cytochrome *b* sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 5 (2): 403-413, 1996.
- LEDRU, M. P., P. I. S. BRAGA, F. SOUBIÈS, M. FOURNIER, L. MARTIN, K. SUGUIO & B. TURCQ. 1996. The last 50,000 years in the Neotropics (Southern Brazil) evolution of vegetation and climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 123: 239-257.
- LESSA, H. 1990. Morphological evolution of subterranean mammals: integrating

- structural, functional, and ecological perspectives. *Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels*. Ed. Alan R. Liss, Inc. Pp. 221-230.
- LESSA, H. & C. S. THAELE JR. 1989. A reassessment of morphological specialization for digging in pocket gophers. *Journal of Mammalogy*, 70 (4): 689-700.
- LEVENE, H. 1960. Robust tests for equality of variance. Pp. 278-292. In: *Contributions to probability and statistics*. Eds I. Olkin, S. G. Ghurye, W. Hoeffding, W. G. Madow & H. B. Mann. Stanford University Press, California.
- LIDICKER JR., W. Z. 1968. A phylogeny of New Guinea rodent genera based on phallic morphology. *Journal of Mammalogy* (49) 4: 609-643.
- LUND, P. W. 1841. Segunda memória sobre a fauna das cavernas. In: *Memórias sobre a Paleontologia Brasileira*. Org. C. de Paula Couto. Inst. Nac. Livro, Rio de Janeiro, 1950: 131-203.
- MANLY, B. F. J. 1994. *Multivariate statistical methods, a primer*. 2a. ed. Chapman & Hall, London. 215 pp.
- MARCUS, L. F. 1990. Traditional morphometrics. Chapter 4. In: *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*. Eds. Rohlf, F. J. & F. L. Bookstein. Special Publication No.2. The University of Michigan Museum of Zoology, Michigan.
- MARES, M. A. & R. A. OJEDA. 1982. Patterns of diversity and adaptation in South American Hystricognath rodents. In: *Mammalian Biology in South America* (Eds. M. A. Mares and H. Genoways). *Special Publication Pymatuning Laboratory of Ecology*, 6: 393-432.
- MARINHO-FILHO, J. S., D. C. COELHO & F. PINHEIRO, 1997. A comunidade de morcegos do Distrito Federal: estrutura de guildas, uso do hábitat e padrões reprodutivos. Pp 123-126. In: *Contribuição ao Conhecimento Ecológico do Cerrado*. Eds. Leite, L.L. and C.H. Saito, Dept. Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, DF.
- MARTIN, T. 1994. On the systematic position of *Chaetomys subspinosus* (Rodentia: Caviomorpha) based on evidence from the incisor enamel



- microstructure. *Journal of Mammalian Evolution*, 2: 117-131.
- MATHWORKS. 1994. *Matlab reference guide*. The MathWorks, Inc., Natick, Massachusetts.
- MAYR, E. 1977. *Populações, espécies e evolução*. Cia. Ed. Nacional da Universidade de São Paulo, São Paulo. 485 pp.
- MICHENER, C. D. & R. R. SOKAL. 1957. A quantitative approach to a problem in classification. *Evolution*, 11:130-162, 1957.
- MOOJEN, J. O. 1948. Speciation in the Brazilian Spiny Rats (Genus *Proechimys*, Family Echimyidae). *University of Kansas Publications Museum of Natural History*, 1 (19): 301-406.
- MOOJEN, J. O. 1952. A new *Clyomys* from Paraguay (Rodentia: Echimyidae). *Journal of the Washington Academy Science*, 42 (3): 102.
- MORSE, D. H. 1980. *Behavioral mechanisms in ecology*. Harvard University press. Harvad, USA. 383 pp.
- NEVO, E, M. G. FILIPPUCCI & A. BEILES. 1990. Genetic diversity and its ecological correlates in nature: comparisons between subterranean, fossorial, and aboveground small mammals. *Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels*. Ed. Alan R. Liss, Inc. Pp: 347-366.
- OLIVEIRA, P. E. 1998. Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de Cerrado. Pp 169-192 In: *Cerrado: ambiente e flora*. Eds. SANO, S.M. & S.P. ALMEIDA. Planaltina: EMBRAPA - CPAC. xii + 556p.
- PAGNOZZI, J. M., V. FAGUNDES, F. H. G. RODRIGUES, A. A. BUENOS & Y. YONENANGA-YASSUDA. 2000. Citogenética comparativa entre *Clyomys bishopi* e *C. laticeps*. XXIII Congresso Brasileiro de Zoologia, Cuiabá, MT: 633.
- PATTON, J. L. 1987. Species groups of spiny rats, genus *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae). *Fieldiana, Zoology NS*, 39: 305-345.
- PATTON, J. L. 1990. Geomyid evolution: the historical, selective, and random basis for divergence patterns within and among species. *Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels*. Ed. Alan R. Liss, Inc. Pp: 49-69.



- PATTON, J. L. & P. V. BRYLSKY. 1987. Pocket gophers in alfalfa fields: causes and consequences of habitat-related body size variation. *The American Naturalist*, 130 (4): 493-506.
- PATTON, J. L. & M. A. ROGERS. 1983. Systematic implications of non-geographic variation in the spiny rat genus *Proechimys* (Echimyidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 48: 363-370.
- PESSÔA, L. M. & S. F. REIS. 1991. The contribution of cranial indeterminate growth to non-geographic variation in adult *Proechimys albispinus* (Is. Geoffroy) (Rodentia: Echimyidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 56: 219-224.
- PESSÔA, L. M., S. F. REIS & M. F. PESSÔA. 1996. Bacular Variation in subspecies taxonomy of the brazilian Spiny Rat *Proechimys (Trinomys) Iheringi*. *Studies on Neotropical Fauna & Environment*, 31: 129-132.
- PESSÔA, L. M., F. J. VON ZUBEN & S. F. REIS. 1998. Morphological affinities of *Proechimys yonenangae* Rocha, 1995 (Rodentia: Echimyidae): Evidence from bacular and cranial characters. *Bonner Zoologische Beiträge*, 48 (2): 167-177.
- REATTO, A., J. R. CORREIA & S. T. SPERA. 1998. Pp. 47-86. Solos do bioma Cerrado: aspectos pedológicos. In: *Cerrado: ambiente e flora*. Eds. SANO, S.M. & S.P. ALMEIDA. Planaltina: EMBRAPA - CPAC. xii + 556p.
- REIG, O. A., C. BUSCH, M. O. ORTELLS & J. R. CONTRERAS. 1990. An overview of evolution, systematics, population biology, cytogenetics, molecular biology and speciation in *Ctenomys*. *Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels*. Ed. Alan R. Liss, Inc. Pp: 71-96.
- REIS, S. F. 1988. Morfometria e estatística multivariada em biologia evolutiva. *Revista Brasileira de Zoologia*, 5 (4): 571-580.
- REIS, S. F., L.M. PESSÔA & R. E. STRAUSS. 1990. Application of size-free canonical discriminant analysis to studies of geographic differentiation. *Revista Brasileira de Genética*, 13(3): 509-520.
- RIBEIRO, J.F. & B.M.T. WALTER. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. Pp. 89-166. In: *Cerrado: ambiente e flora*. Eds. SANO, S.M. & S.P. ALMEIDA.

Planaltina: EMBRAPA - CPAC. xii + 556p.

RIDGWAY, R. 1912. *Color Standards and Nomenclature*. Washington, D.C. 44 pp + LIII plates.

RODRIGUES, F. H. G., 1996. Influência do fogo e da seca na disponibilidade de alimento para herbívoros do Cerrado. Pp 76-83. In: *Impactos de queimadas em áreas de cerrado e restinga*. Eds. Miranda, H.S., C.H. Saito and B.F.S. Dias, Univ. Brasília, Brasília, DF.

RODRIGUES, F. H. G., L. SILVEIRA, A. T. A. JÁCOMO, A. P. CARMIGNOTTO, A. M. R. BEZERRA, D. COELHO, H. GARBOGINI & J. PAGNOZZI. composição e caracterização da fauna de mamíferos do Parque Nacional das Emas, Goiás, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. (subm.)

SAITOU, N. & M. NEY. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, 4: 406-425.

SALGADO-LABOURIAU, M. L., M. BARBERI, K. R. FERRAZ-VICENTINI & M. G. PARIZZI. 1998. A dry climatic event during the late Quaternary of tropical Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 99: 115-129.

SESSIONS, S. K. 1996. Chromossomes: Molecular cytogenetics. In: *Molecular Systematics*. Eds. Hillis, D. M. & B. K. Mable. 2 nd. Sinauer Associates, New York.

SHETTLEWORTH, S. J., P. J. REID & C. M. S. PLOWRIGHT. 1993. The psychology of diet selection. Pp 56-77. In: *Diet selection. An interdisiplinary approach to foraging behaviour*. Ed. Hugues, R. N. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 221 pp.

SILVA, M. N. F. 1998. Four new species of spiny rats of the genus *Proechimys* (Rodentia: Echimyidae) from the western Amazon of Brazil. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 111 (2): 436- 471.

SOKAL, R. L. AND F. J. ROHLF. 1981. *Biometry*. 2 th ed. W. H. Freeman and Company, New York. 859 pp.

SOUZA, M. J. & Y. YONENAGA. 1984. G- and C- band patterns and nucleolus organizer regions en somatic chromosomes of *Clyomys laticeps leticeps* (Rodentia, Echimyidae). *Experientia*, 40: 96-97.

- STEVAUX, J. C. 2000. Climatic events during the Late Pleistocene and Holocene in the Upper Paraná River: Correlation with NE Argentina and South-Central Brazil. *Quaternary International*, 72: 73-85
- STRAUSS, R. R. 1984. Allometry and functional feeding morphology in Haplochromine cichlids. Pp 217- 229. In: *Evolution of Fish Species Flocks*. Eds. A.A. Echelle & I. Kornfield. University of Maine at Orono Press.
- STRAUSS, R. E., M. N. ATANASSOV & J. A. OLIVEIRA. (no prelo). Evaluation of the principal-component and expectation-maximization methods for estimating missing data in morphometric studies. *Journal of Vertebrate Paleontology*.
- SULENTICH, J. M., L. R. WILLIAMS & G. M. CAMERON. 1991. *Geomys breviceps*. *Mammalian Species*, 383: 1-4.
- SVARTMAN, M. 1989. *Levantamento cariotípico de roedores da região do Distrito Federal*. Master thesis, Departamento de Biologia do Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- THOMAS, O. 1909. Notes on some South American Mammals, with descriptions of new species. *Annals and Magazine of Natural History*, (8) 4: 230-242.
- THOMAS, O. 1916. Some notes on Echimyinae. *Annals and Magazine of Natural History*, (8) 18: 194-303.
- VERZI, D. H., M. G. VUCETICH & C. I. MONTALVO. 1994. Octodontid-like Echimyidae (Rodentia): An Upper Miocene episode in the radiation of the family. *Paleovertebrata*, 23 (1-4): 199-210.
- VERZI, D. H., M. G. VUCETICH & C. I. MONTALVO. 1995. Un nuevo Eumysopinae (Rodentia, Echimyidae) del Mioceno tardío de la Provincia de La Pampa y consideraciones sobre la historia de la subfamilia. *Ameghiniana*, 32 (2): 191-195.
- VIEIRA, M. V. 1989. Dinâmica de populações, variação sazonal de nichos e seleção de microhabitats numa comunidade de roedores de cerrado brasileiro. Master thesis. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP. 96 pp.
- VIEIRA, M. V. 1997. Dynamics of a rodent assemblage in a Cerrado of Southeast Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, 57 (1): 99-107.



- VUCETICH, M. G. & D. H. VERZI. 1991. Un nuevo Echimyidae (Rodentia, Hystricognathi) de la Edad Colhuehuaoense de Patagonia y consideraciones sobre la sistemática de la familia. *Ameghiniana*, 30 (4): 361-281.
- VUCETICH, M. G., D. H. VERZI & E. P. TONNI. 1997. Paleoclimatic implications of the presence of *Clyomys* (Rodentia, Echimyidae) in the Pleistocene of central Argentina. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 128: 207-214.
- WILLIAMS, L. R. & G. N. CAMERON. 1991. *Geomys attwateri*. *Mammalian Species*, 382: 1-5.
- WILLIAMS, S. L. & R. J. BAKER. 1974. *Geomys arenarius*. *Mammalian Species*, 36: 1-3.
- WINGE, H. 1887. *Mammals of Lagoa Santa, Minas Gerais, Brazil*. Ed. F. Dreyer, Copenhagen.
- WOODS, C. A. 1982. The History And Classification of South American Hystricognath Rodents: Reflections on the far away and log ago. In: *Mammalian Biology in South America* (Eds. M.A. Mares and H. Genoways,). *Annals and Magazine of Natural History*, 6: 377-392.
- WOODS, C. A. 1993. Suborder Hystricognathi. Pp. 771-806. In: *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Eds. Wilson, D.E. & D.M. Reeder. Washington and London, Smithsonian Institution Press. XVIII + 1207p.
- YOM-TOV, Y. 1993. Does the rock hyrax, *Procavia capensis*, conform with Bergamann's rule? *Zoological Journal of Linnean Society*, 108: 171-177.
- YONENAGA, Y. 1975. Karyotypes and chromosome polymorphism in Brazilian rodents. *Caryologia*, 28 (3): 269-286.
- ZUBEN, F. J., L. C. DUARTE, G. STANGENHAUS, L. M. PESSOA & S. F. REIS. 1998. Bootstrap confidence regions for Canonical Variates: application to studies of evolutionary differentiation. *Biometrical Journal*, 40 (3): 327-339.



## APÊNDICE I: Exemplos Examinados

Os números de tombo sublinhados referem-se aos espécimes sem o crânio disponível.

### *Clyomys laticeps laticeps*

Bahia: UnB 0480, Correntina (13° 12' S – 44° 33' W).

Distrito Federal: MN 22234, MN 22236, MN 22237, MN 24146, UnB 0896, UnB 0897, Brasília (15° 40' S – 48° 51' W); MN 33486, UnB 0480, UnB 1038, UnB 1200, UnB 1540, Planaltina (15° 34' S – 47° 35" W); UnB 0895, Guará.

Minas Gerais: B.M. 88.1.9.11 (holótipo), Lagoa Santa (19° 37' S – 43° 54' W); MN 24144, Serra da Canastra (20° 10' S - 46° 15' W); ZUEC 1632 e ZUEC 1633, Sacramento (19° 52' S – 47° 37' W); MAM 49 UFMG Perdizes (19° 20' S – 47° 15' W).

Goiás: APC 681, Alto Araguaia (17° 41' 41" S -53° 08' 40" W); APC 447, APC 454, APC 455, APC 484, APC 485, APC 506, APC 544, APC 551, APC 559, APC 579, APC 585, APC 587, APC 588, APC 617, APC 633, APC 642, APC 654; LB 26, LB 68, LB 204, LB 228, LB 230, LB TAX 349, LB TAX 364 e LB TAX 365, Parque Nacional das Emas (18° 15' S – 52° 53' W).

Mato Grosso: MN 24147 e MN 31565, Serra do Roncador (12° 51' S – 51° 46' W).

Mato Grosso do Sul: MN 24229, Bonito (21° 10' S – 56° 27' W); MN 24156, MN 24157, MN 24158, MN 24159, MN 31518, MN 31547, MN 31548, MN 31549, MN 31550, MN 31551, MN 31552 e MN 31565, Camapuã (19° 31' S – 54° 04' W); LBCE 1909, LBCE 1910, LBCE 1912, LBCE 1922, LBCE 1930, LBCE 1931, LBCE 1934, LBCE 1950 e LBCE 3051, Corumbá (19° 02' S – 57° 35' W).

***Clyomys laticeps whartoni***

Paraguai: MN 33503 (holótipo), Açaí-Poi (23° 05' S – 56° 07' W) e TK 61271, Floresta Yagurete (23° 47' S – 55° 17' W), Depto. De San Pedro; TK 61843, TK 61844 e TK 61847, Reserva Natural del Bosque Mbaracayu (24° 09' S – 55° 17' W) Canindeyu.

***Clyomys bishopi***

São Paulo: MN 24137 Campinas (22° 52' S – 47° 04' W); MN 24136 (holótipo), MN 24138 (parátipo), MN 24140 (parátipo), MN 24141 (parátipo), MN 24142 (parátipo), MN 24143 (parátipo), MN 24160 (parátipo), MN 33511 (parátipo), MN 31555 e MAM 141 UFMG, USP 10743, USP 10751, USP 10752, USP 10753, USP 10754, USP 10798, USP 25675, USP 25880, USP 25907, USP 26660, USP 26765, USP 27433, Itapetininga (23° 36' S – 48° 02' W); MN 43068, MN 43969, MN 43070, MN 43071, MN 43072, MN 43073, MN 43074, MN 43075, SC3, SC7, SB2, ITM 224, ITM 196, IT 004, IT 003, IT 031, IT 051, Itirapina (22° 15' S – 48° 07' W).

## APÊNDICE II:

## Coloração da Região Subapical dos Pêlos Aristiformes e Setiformes

Tabela de cores da região subapical dos pêlos aristiformes e setiformes de 59 exemplares adultos provenientes de diversas amostras populacionais *Clyomys*, incluindo os espécimes-tipo de *C. laticeps whartoni* e *C. bishopi*. Cores nomeadas segundo Ridgway (1912).

Número	Amostra	Aristiformes e Setiformes	Aristiformes e Setiformes
		Dorsais	Laterais
UnB 1624	BA	Clay Color O-Y e Buckthorn Brown O-Y	Pale Ochraceous-Buff Y-O e Pale Lemon Yellow Y
UnB 1540	DF	Cinnamon Y-O	Ochraceous-Buff Y-O
MN 24146	DF	Mikado Brown OY-O	Cinnamon-Buff O-Y
UnB 895	DF	Mikado Brown OY-O	Ochraceous-Buff Y-O
MN 22234	DF	Ochraceous-Orange Y-O	Ochraceous-Buff Y-O
UnB 897	DF	Ochraceous Tawny Y-O	Lemon Chrome O-YY
UnB 1200	DF	Ochraceous Tawny Y-O	Ochraceous-Buff Y-O
UnB 896	DF	Orange-Cinnamon OY-O	Light Cadmium YO-Y
MN 22237	DF	Orange-Cinnamon OY-O	Light Pinkish Cinnamon Y-O
MN 33486	DF	Orange-Cinnamon OY-O	Ochraceous-Buff Y-O
UnB 1038	DF	Sayal Brown Y-O	Ochraceous-Orange Y-O
UnB 480	DF	Tawny OY-O	Yellow-Ocher O-Y
ZUEC 1632	MG	Buckthorn Brown O-Y	Apricot Yellow YO-Y
ZUEC 1633	MG	Buckthorn Brown O-Y	Ochraceous-Buff Y-O Light Buff O-Y e
MN 21144	MG	Ochraceous Tawny Y-O	Ochraceous-Buff Y-O
MN 24159	MS	Cinnamon Y-O	Ochraceous-Buff Y-O
MN 24157	MS	Cinnamon-Buff O-Y	Light Ochraceous-Buff Y-O
LBCE 1909	MS	Light Ochraceous-Buff Y-O	Buff-Yellow YO-Y Light Buff O-Y e
LBCE 1950	MS	Light Ochraceous-Buff Y-O	Ochraceous-Buff Y-O Maize Yellow YO-Y e
LBCE 1912	MS	Light Ochraceous-Buff Y-O	Light Buff O-Y
LBCE 1931	MS	Light Ochraceous-Buff Y-O	Warm Buff
MN 31565	MS	Ochraceous-Buff Y-O	Lemon Chrome O-YY
LBCE 1910	MS	Ochraceous-Buff Y-O	Light Buff O-Y
LBCE 1930	MS	Ochraceous-Buff Y-O	Pale Ochraceous-Buff Y-O Pale Ochraceous-Salmon
LBCE 1922	MS	Ochraceous-Buff Y-O	OY-O
MN 31552	MS	Tawny-Olive O-Y	Apricot Yellow YO-Y
LBCE 1934	MS	Warm Buff O-Y	Empire Yellow O-YY Pale Ochraceous-Salmon
LBCE 3051	MS	Warm Buff O-Y	OY-O

Número	Amostra	Aristiformes e Setiformes	
		Dorsais	Laterais
MN 24147	MT	Buff-Yellow Yo-Y	Apricot Yellow YO-Y
MN 31524	MT	Cinnamon-Buff O-Y	Buff-Yellow YO-Y
APC 544	PNE	Dresden Brown O-Y	Ochraceous-Buff Y-O
APC 617	PNE	Cinnamon Orange OY-O	Pinkish Cinnamon Y-O
APC 447	PNE	Clay Color O-Y	Cinnamon-Buff O-Y
APC 681	PNE	Ochraceous-Buff Y-O	Warm Buff O-Y
APC 485	PNE	Ochraceous Tawny Y-O	Ochraceous-Buff Y-O
APC 455	PNE	Russet OY-O	Buckthorn Brown O-Y
APC 485	PNE	Russet OY-O	Tawny-Olive
APC 484	PNE	Tawny OY-O	Buckthorn Brown O-Y
APC 579	PNE	Tawny-Olive O-Y	Light Ochraceous-Buff Y-O
APC 633	PNE	Tawny-Olive O-Y	Pinkish Buff O-Y
TK 61271	PY	Cinnamon Y-O	Ochraceous-Buff Y-O
TK 61847	PY	Cinnamon-Buff O-Y	Ochraceous-Buff Y-O
TK 61844	PY	Clay Color O-Y	Ochraceous-Buff Y-O
MN 33503			
<i>C. laticeps</i>			
<i>whartoni</i> (tipo)	PY	Ochraceous Tawny Y-O	Apricot Yellow YO-Y
TK 61843	PY	Ochraceous Tawny Y-O	Vinaceous-Cinnamon
USP 10752	SP	Cinnamon-Buff O-Y	Apricot Yellow YO-Y
USP 10798	SP	Ochraceous-Buff Y-O	Apricot Yellow YO-Y
USP 10753	SP	Ochraceous-Buff Y-O	Buff-Yellow YO-Y
USP 10754	SP	Ochraceous-Buff Y-O	Warm Buff
MN 31555	SP	Clay Color O-Y	Buff-Yellow YO-Y
MN 24137	SP	Orange-Cinnamon OY-O	Ochraceous-Buff Y-O
MN 24143			
<i>C. bishopi</i> (tipo)	SP	Cinnamon Y-O	Apricot Yellow YO-Y
MN 33511			
<i>C. bishopi</i> (tipo)	SP	Cinnamon Y-O	Apricot Yellow YO-Y
MN 24138			
<i>C. bishopi</i> (tipo)	SP	Cinnamon-Buff O-Y	Light Ochraceous-Buff Y-O
MN 24140			Pale Ochraceous-Salmon
<i>C. bishopi</i> (tipo)	SP	Cinnamon-Buff O-Y	OY-O
MN 24136			
<i>C. bishopi</i> (tipo)	SP	Ochraceous-Buff Y-O	Apricot Yellow YO-Y
MN 24141			
<i>C. bishopi</i> (tipo)	SP	Ochraceous-Buff Y-O	Buff-Yellow YO-Y
MN 24142			
<i>C. bishopi</i> (tipo)	SP	Pinkish Cinnamon Y-O	Pinkish Buff O-Y
IT 004	SP	Ochraceous-Orange Y-O	Light Ochraceous-Buff Y-O